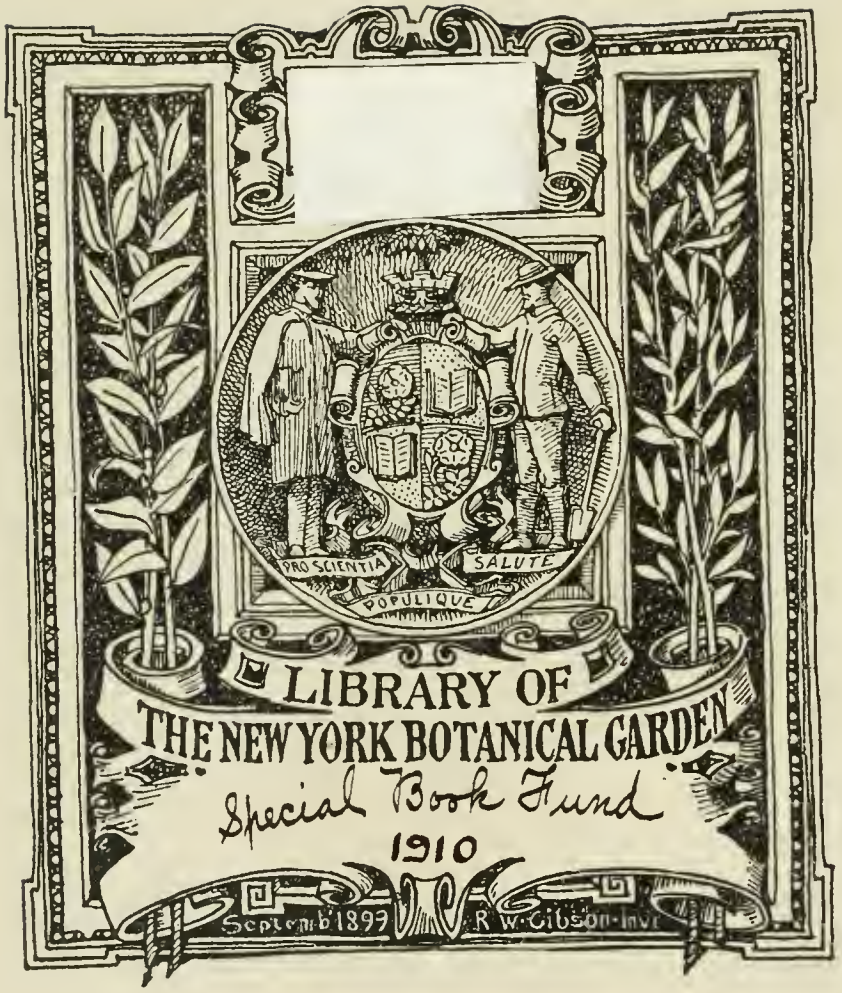

PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Special Book Fund
1910
Septemb 1899
R W Gibson Inv

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

ONZIÈME SÉRIE

Mai 1910

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

Prix de ce volume : 25 francs

1° P.-A. DANGEARD : Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs, avec 33 planches.

2° TOURNEUX : Recherches sur la structure des plantules chez les Viciées, avec 4 planches.

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & C°
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

ONZIÈME SÉRIE

Mai 1910

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

Prix de ce volume : 25 francs

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

1° P.-A. DANGEARD : Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs, avec 33 planches.

2° TOURNEUX : Recherches sur la structure des plantules chez les Viciées, avec 4 planches.

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & C°
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

ÉTUDES

SUR LE

Développement et la Structure

DES ORGANISMES INFÉRIEURS

PAR

P.-A. DANGEARD

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

INTRODUCTION

Au cours de ce travail sur le développement des organismes inférieurs, nous avons toujours accordé une attention spéciale à l'étude de l'élément nucléaire.

Le noyau a une existence si générale, les fonctions qui lui sont attribuées ont une telle importance qu'on ne saurait trop préciser ses diverses manières d'être et les modifications qu'il est susceptible de présenter.

La plupart des théories actuelles relatives à la sexualité, à l'hérédité, à l'hybridation, etc., reposent sur l'action directe ou indirecte de l'élément nucléaire.

C'est à la suite de la découverte d'une fusion nucléaire dans la baside et dans l'asque (1) des champignons supérieurs que s'est produit dans presque tous les pays ce mouvement de recherches sur l'histologie des mycètes qui va s'accentuant tous les jours, et dont les zoologistes emprun-

(1) Consulter les nombreux mémoires publiés dans *le Botaniste*.

tent maintenant les conclusions, lorsqu'ils veulent interpréter la reproduction des Amibes et des Flagellés (1).

C'est à la suite d'une étude du noyau chez les Chlamydomonadinées, dans laquelle nous avions constaté que le nombre des chromosomes est le même dans les cellules végétatives et dans les gamètes, que nous avons substitué à la théorie de Van Beneden, adoptée par tous les zoologistes, une autre théorie qui rend mieux compte de l'origine de la sexualité et de son importance dans le développement des êtres (2).

C'est encore par des recherches analogues poursuivies dans tout le groupe des Eugléniens que nous avons réussi à montrer la valeur du noyau en systématique et entrevu la possibilité d'établir plus exactement la phylogénie des êtres primitifs en utilisant ce caractère (3).

Il n'est donc pas étonnant que nous ayons saisi toutes les occasions d'étendre nos connaissances sur le noyau des organismes inférieurs, puisque les découvertes faites dans ce domaine ont leur répercussion immédiate sur la façon d'envisager et de comprendre les phénomènes de la vie les plus importants soit chez les animaux, soit chez les végétaux. Depuis plusieurs années, nous accumulons les observations ; nous aurions pu les publier au fur et à mesure en des mémoires analogues à ceux qui remplissent les périodiques français et étrangers : nous serons probablement obligé d'agir de la sorte à l'avenir, en ce qui concerne ce genre de travaux.

En effet, la Protistologie a maintenant de nombreux adeptes : on se livre avec une ardeur inconnue jusqu'ici à

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. für Protistenk., Bd. XIV, Heft 2, 1909, p. 264).

(2) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (la Revue des Idées, 15 janvier 1907).

(3) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série, 1902).

l'étude des organismes inférieurs ; telle découverte est faite dans plusieurs laboratoires à la fois, et celui qui s'attarde trop à publier les résultats qu'il obtient, risque fort de perdre tout le bénéfice de ses efforts et de son travail.

En ce qui nous concerne, et bien que nous ayons par des notes préliminaires fixé les points les plus importants de ces recherches, le moment était venu de les exposer sans plus tarder dans leur ensemble avec les conclusions générales qui en découlent.

Ce mémoire n'est autre chose qu'une réunion de petites monographies qui ont été faites au jour le jour pendant plusieurs années, au hasard des rencontres heureuses, mais toujours avec le souci très grand de la vérité. L'étendue du sujet, l'abondance des observations et des faits augmentent comme toujours les chances d'erreur : nous avons l'espoir que le nombre de ces erreurs ne dépasse pas un minimum inévitable.

L'ouvrage comprend cinq parties.

La première partie est consacrée à l'étude des Amibes, qui sont ainsi considérées comme une sorte de centre d'évolution.

La seconde partie donne la description de nombreux Rhizopodes.

La troisième partie traite au même point de vue des Flagellés, et en particulier des Monadinées.

La quatrième partie renferme une étude de quelques groupes d'Algues inférieures, dans leurs relations avec les Flagellés.

La cinquième partie résume les principaux résultats du travail.

PREMIÈRE PARTIE

LES AMIBES

Un certain nombre d'organismes occupant une position variable dans la systématique ont un stade amibe : il suffit de citer les Myxomycètes, les Acrasiées, les Labyrinthulées, etc. ; mais il faut bien se garder de confondre ces états amiboïdes avec les espèces nombreuses appartenant au genre *Amœba*.

Non pas que ce genre soit lui-même exactement délimité, car son extension est comprise de façon très différente selon les auteurs. Les uns l'ont morcelé en nombreux genres nouveaux, *Protamœba, Gloidium, Gringa, Hyalodiscus, Dactylosphæra*, etc., en s'appuyant soit sur la forme et la disposition des pseudopodes, caractère de faible valeur, même parfois au point de vue purement spécifique, soit sur l'absence d'un noyau, ce qui est encore plus contestable. En effet, à l'heure actuelle, on ne se hasarde plus à signaler l'absence d'un noyau, à l'intérieur d'une Amibe, car on ne réussirait qu'à jeter le discrédit sur la méthode d'observation employée : pour tout dire, personne ne croit plus aux fameuses Monères d'Haeckel : s'il est encore des naturalistes qui les abandonnent avec peine, c'est qu'elles ont servi à leurs conceptions philosophiques sur l'évolution de la matière pour combler le fossé qui sépare le monde inanimé de celui qui possède la vie. « Ce qui est vrai, avons-nous écrit ailleurs (1), c'est que nous n'avons aucune idée de cette transition si elle existe réellement, et qu'il y a incomparablement plus de distance entre la matière inanimée et l'Amibe qu'entre l'Amibe et l'homme par exemple. »

(1) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (Revue des Idées, 15 janvier 1907, p. 6 du tiré à part).

Un certain nombre d'auteurs — parmi lesquels nous nous rangeons — conservent au moins provisoirement au genre *Amœba* sa plus grande extension. Ils y font rentrer toutes les espèces ayant un protoplasme dépourvu de membrane pendant la période végétative, se déplaçant au moyen de pseudopodes, se nourrissant en général au moyen d'aliments ingérés à l'intérieur de vacuoles nutritives, se multipliant par bipartition ; un simple enkystement, accompagné ou non de fusions nucléaires, termine le développement.

Quel est le caractère qui devra servir plus tard à constituer des groupes de valeur générique ? Est-ce la forme et la structure des kystes ? S'adressera-t-on à nouveau à l'aspect et à la disposition des pseudopodes ? Choisira-t-on le mode de division nucléaire ? S'il ne s'agissait que d'établir la véritable parenté des espèces, ce dernier caractère serait évidemment bien supérieur aux autres ; mais il est d'emploi trop difficile pour les besoins de la systématique usuelle : il ne pourra servir que pour l'ébauche de la véritable classification naturelle qui restera longtemps différente de notre classification ordinaire.

Loin de pouvoir actuellement démembrer le genre *Amœba* avec quelque chance de succès, nous sommes même incapables le plus souvent de caractériser les espèces les plus vulgaires.

Voyons, en effet, comment s'exprime à ce sujet Penard, qui fait autorité en la matière (1).

« Pour les Amibes, presque tout est encore à faire : quelques rares espèces seulement sont réellement déterminables d'après les travaux existants, non qu'elles ne présentent pas d'autonomie véritable au même titre que les autres Rhizopodes, mais parce que presque toutes les descriptions sont incomplètes et basées sur des caractères souvent incertains, parfois même sans réalité. »

(1) Penard : *Les Rhizopodes d'eau douce du bassin du Léman*, Genève, p. 10.

Rien n'est plus difficile, en effet, que de déterminer une Amibe. Les travaux de Claparède et Lachmann, l'ouvrage de Dujardin, celui du Butschli, ne peuvent être de quelque utilité que pour un nombre restreint d'espèces. Maggi a donné, il est vrai, un intéressant résumé s'appliquant aux espèces étudiées jusqu'en 1876 (1) ; le nombre de celles-ci, qui s'élevait approximativement à 44, est réduit à 28. Il faut arriver cependant aux recherches de Grüber pour constater un progrès sensible dans la classification des Amibes (2). Ce savant a montré que dans la détermination des espèces, il fallait tenir compte de la *grosseur relative du corps*, de la *consistance du protoplasma*, de la *forme des pseudopodes*, des *inclusions diverses, granules, cristaux, vacuoles*, etc., et aussi du *nombre*, de la *grosseur* et de la *structure des noyaux* : Grüber a réussi de la sorte à mieux caractériser certaines espèces connues, et il a pu en créer de nouvelles.

Mais les divers caractères invoqués par Grüber sont encore insuffisants : il faut aller plus loin, et les monographies de l'avenir auront à tenir compte de l'ensemble du développement, de la nature des kystes, de l'existence ou de l'absence de phénomènes de gamie, des réactions de chaque espèce vis-à-vis des milieux, des propriétés biologiques, et surtout du mode de division des noyaux.

Examinons ce qui a été fait récemment dans chacune de ces directions.

A

Au point de vue développement, de grosses erreurs s'étaient produites à diverses reprises, à propos de plusieurs espèces d'Amibes et de Rhizopodes : les uns, comme Carter,

(1) Maggi : *Studi anatomo-fisiologici intorno alle Amibe* (Atti della Soc. ital. di scienze naturali, vol. XIX, 1876).

(2) Grüber : *Studien über Amöben* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885, p. 186).

avaient cru voir une reproduction par ovules et par spermatozoïdes ; les autres, comme Greef, avaient pensé que le noyau était susceptible de fournir en se divisant de jeunes individus.

Nous avons montré en 1895 que ces fausses interprétations étaient dues à la présence d'un parasite qui vit à l'intérieur du noyau des Amibes et y forme ses germes : nous avons désigné ce parasite sous le nom de *Nucleophaga amœbæ* (1).

Nous donnions en même temps dans ce mémoire le principe d'une nouvelle méthode, — celle de la *nucléophagie*, — permettant d'étudier les fonctions du protoplasma de la cellule en l'absence du noyau.

Dans le cas considéré, cette méthode avait sur la mérotomie un avantage manifeste.

Les Amibes énucléées par mérotomie sont, en effet, incapables d'ingérer des particules solides : il est impossible, par suite, d'y étudier les réactions intraprotoplasmiques de la digestion (Bruno Hofer, Le Dantec): le protoplasma se roule en boule, cesse d'émettre des pseudopodes et devient flottant.

Nous montrions dans ce mémoire que les Amibes énucléées par un parasite continuent au contraire à ingérer normalement les aliments, des Euglènes par exemple ; il sera possible d'y étudier la digestion ; le protoplasma continue longtemps à former des pseudopodes.

Nous faisions prévoir en même temps que la connaissance des Nucléophages pourrait guider dans l'étude des maladies, et en particulier des tumeurs et des carcinomes.

Grüber a rencontré depuis cette époque une seconde espèce de Nucléophage qui vit à l'intérieur des noyaux de l'*Amœba viridis*.

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (le Botaniste, série IV).

L'espèce semble très différente de la nôtre et devra probablement être considérée comme nouvelle lorsqu'elle sera mieux connue : « Die Krankheit tritt rasch auf, und man erkennt sie zuerst daran, dass der Kern hypertrophisch wird, der Kernkorper verschwindet und unregelmassige Ballen dann das Kerninnere erfullen. Wenn dann später der Kern das Vielfache seines normalen Umfangs erreicht hat, sicht man ihn dicht gefüllt mit kleinen Kornchen oder Kugelchen. Bei Druck und wenn man den Kern zum Platzen bringt, strömen die Pilze heraus, wie kleine regelmassige Kreuzchen erscheinend. Es sind Gruppen von sechs Kornern, wie man bei starkerer Vergrosserung leicht erkennen kann (1). »

Grüber confirme nos résultats en ce qui concerne l'emploi de la méthode de nucléophagie dans l'étude des fonctions du noyau et du protoplasma :

« Dangeard sagt sehr richtig, dass man durch die Einwirkung der Kernparasiten ein Mittel an der Hande habe, um Einzellige in kernlosen Zustande zu beobachten, was man bisher nur durch operatives Eingreifen gekonnt hat (2). »

Penard a retrouvé les Nucléophages parasites dans l'*Amœba terricola*. « Dans deux de mes récoltes, dit-il, j'ai trouvé un certain nombre d'*Amœba terricola* attaquées par le parasite de Dangeard, selon toute apparence la *Nucleophaga amœbæa*, mais qu'en même temps je crois pouvoir considérer comme identique au parasite de Grüber, et bien que mes observations ne soient dans leur généralité qu'une confirmation des faits annoncés par ces deux auteurs, je décrirai rapidement les phénomènes dont j'ai pu être témoin (3). »

(1) Grüber : *Ueber Amœba viridis* (Abdruck aus den Zool. Jarhrbüchern, suppl. VII, 1904, p. 73, pl. VIII).

(2) Grüber : *Loc. cit.*, p. 73.

(3) Penard : *Observations sur les Amibes à pellicule* (Archiv. f. Prot., Bd. VI, p. 196).

Nous sommes loin de partager l'opinion de Penard sur l'identité des diverses formes de Nucléophages déjà connues ; nous sommes au contraire persuadé que parmi ces Nucléophages des Amibes on trouvera plusieurs espèces et peut-être aussi plusieurs genres.

Doflein a signalé également la présence de *Nucleophaga amœbæ* dans le noyau de l'*Amœba vespertilio* (1).

La présence de Nucléophages a encore été signalée par Elpatiewsky (2) dans les noyaux d'*Arcella vulgaris* et par Mercier dans les formes uninucléées d'*Amœba blattæ* (3).

Penard et Doflein n'ont pu que constater l'exactitude des faits décrits par nous lorsque nous avons établi les caractères de ces intéressants parasites ; mais ils nous font grief — et la chose étonne — d'avoir émis l'idée que l'étude de ces organismes, dont l'habitat est si particulier, pourrait servir à mieux faire connaître certaines maladies, et en particulier les tumeurs.

Ils oublient que si, actuellement, on semble disposé à chercher l'agent des tumeurs parmi les Bactériacées, il n'en est pas moins vrai que des travaux récents ont montré par ailleurs l'importance des parasites nucléaires dans diverses maladies. Nous avions donc raison, il y a une quinzaine d'années, d'engager les chercheurs à entreprendre des études comparatives dans cette voie, et c'est avec un véritable plaisir que nous voyons de jeunes savants français aborder avec succès ces sujets difficiles (4).

Si les recherches sur la structure du noyau des Amibes ont pu amener à la connaissance des Nucléophages, si le pa-

(1) Doflein : *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen* (Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907, p. 287).

(2) Elpatiewsky : *Zur Fortpflanz. von Arcella vulgaris* (Arch. f. Prot., Bd. X, 1907).

(3) Mercier : *Un parasite du noyau d'Amœba blattæ* (C. R. Soc. biol. Paris, vol. LXII, p. 1132-1134).

(4) E. Chatton et A. Brodsky : *Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphærita* (Arch. f. Protis., 1909).

rasitisme de ces derniers a permis d'éliminer du cycle du développement des Amibes la notion de spermatozoïdes et d'œufs, d'autres travaux des plus remarquables mettaient en évidence chez certaines Amibes des phénomènes de sexualité d'une autre nature.

B

Sous le nom d'autogamie, Hartmann et quelques auteurs désignent des phénomènes sexuels dans lesquels la fécondation s'opère entregamètes frères ou proches parents ; parfois même cette fécondation est réalisée entre noyaux d'une même cellule (1).

On attribue avec raison la première découverte de ces phénomènes chez les Protistes à R. Hertwig, qui les décrivit en 1898 chez l'*Actinosphærium eichhorni* (2).

Mais, en général, on semble ignorer que ce n'est pas l'étude des Protistes qui a fait connaître ce nouveau mode de fécondation, mais bien celle des Champignons supérieurs. Rappelons donc que c'est en février 1893 que nous avons, en collaboration avec Sappin-Trouffy, signalé une fusion de noyaux dans la téleutospore des Urédinées, et que c'est en mai 1894, que le même phénomène fut décrit par nous dans l'asque des Ascomycètes. On trouvera tous les détails relatifs à ce sujet et à la question de la sexualité des Champignons supérieurs qui a tant de points de ressemblance avec celle des Protistes dans notre mémoire : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (3).

Les Amibes ont fourni dans ces dernières années des cas fort intéressants d'autogamie.

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Protist., Bd. XIV, p. 264, 1909).

(2) R. Hertwig : *Uber Kern teilung, Richt. und Befruchtung von Actinosphærium eichhorni* (Abh. bayr. Akad. Wiss. Munchen, Bd. XIX).

(3) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.* (le Botaniste, série IX-X).

La première description est celle de Schaudinn en 1903 ; elle se rapportait à l'*Entamœba coli* : elle a été reprise et complétée par Hartmann (1).

Le kyste possède d'abord un seul noyau qui se divise bientôt en deux : une grande vacuole se produit dans le protoplasma entre ces noyaux ; ceux-ci donnent naissance à des chromidies, lesquelles dans l'opinion de Schaudinn donnaient naissance à de nouveaux noyaux ; mais Hartmann considère beaucoup plus justement que les anciens noyaux persistent et que les chromidies sont de nature purement somatique. Chacun des deux noyaux se divise une seconde fois : il en résulte deux noyaux de réduction qui entrent en dégénérescence et disparaissent ; les deux autres subissent une dernière division, donnant chacun un noyau mâle et un noyau femelle. La fusion s'opère entre noyaux de sexe différent. Un mode analogue d'autogamie a été décrit par Wenyon chez l'*Entamœba muris* (2).

Un autre mode se rencontre, d'après Hartmann, dans l'*Entamœba tetragena* (3) ; au moment de la fécondation, il se produit une épidémie de conjugaison ; les Amibes deviennent plus petites et des chromidies sortent du noyau et se multiplient abondamment dans le protoplasma ; plus tard, ces chromidies se rassemblent en un ou plusieurs corpuscules compacts qui sont des noyaux somatiques. Le noyau proprement dit du kyste se divise en deux noyaux de gamètes qui se fusionnent directement, *sans réduction préalable* ; le noyau double de copulation, par deux bipartitions successives, fournit un kyste à quatre noyaux.

Nous aurons à faire quelques réserves sur la nature des chromidies, leur origine et l'interprétation qu'on leur donne ;

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292-293.

(2) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Archiv. f. Protist., Supp. 1).

(3) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 281.

mais les phénomènes de fusion nucléaire présentent un grand intérêt.

Nous les retrouvons, avec quelques variantes, dans l'*Amœba albida*, suivant les observations de Nägler (1).

L'Amibe s'enkyste avec un seul noyau : en se divisant, celui-ci donne naissance à un gros noyau somatique qui se porte vers la surface et disparaît ; le second noyau plus petit, qui est un noyau générateur, prend une forme en *x*. Sans qu'on sache exactement comment la chose se produit, le noyau générateur fournit deux noyaux de gamètes et quatre petits noyaux de réduction. Il y a fusion des deux noyaux sexuels en un seul noyau qui occupe le centre du kyste.

Plus remarquable est l'*Amœba diploidea*, chez laquelle tous les individus sont munis de deux gros noyaux (2) ; ceux-ci se divisent toujours simultanément, et les figures de division sont parallèles, de sorte qu'après la bipartition, chaque individu possède deux noyaux d'origine différente ; quelquefois les Amibes ont quatre, six ou huit noyaux, lorsque la bipartition du corps n'accompagne pas chaque division nucléaire.

Au moment de la reproduction sexuelle, les Amibes binucléées s'accouplent par deux et s'entourent d'une enveloppe commune ; la fusion s'opère entre les *deux noyaux de chaque cellule copulatrice*. La limite des deux cellules disparaît dans le kyste ; les deux noyaux doubles de fécondation subissent, d'après l'auteur, deux divisions réductionnelles, ce qui donne huit noyaux ; parmi ces noyaux six sont destinés à disparaître ; les deux autres, qui persistent, possèdent la structure normale et se retrouveront dans l'Amibe provenant de la germination du kyste.

L'auteur de ce mémoire si intéressant cherche à établir des comparaisons avec le cycle du développement des Uré-

(1) Nägler : *Entwickl. Studien über Amöben* (Arch. f. Prot., Bd. XV, 1909).

(2) Nägler : *Loc. cit.*, p. 31-36.

dinées ; il y a certainement une concordance remarquable en ce qui concerne l'existence, ici d'articles, là d'individus dont les deux noyaux se divisent simultanément, et se transmettent en deux lignées indépendantes : ces deux lignées de noyaux restent ainsi parallèles jusqu'au moment de la fécondation. Chez les Urédinées, cette fécondation entre noyaux de parenté si éloignée se fait dans la téleutospore, alors qu'elle a lieu dans le kyste chez les Amibes.

Mais Nägler, qui cite à ce sujet les travaux de Blackman et Fraser, de Christman, de Lotsy, ignorait sans doute que ces phénomènes ont été vus et décrits pour la première fois en France (1). De plus, des mitoses conjuguées analogues à celles de l'*Amœba diploidea* ont été vues et signalées par nous depuis longtemps chez les Arcelles, le *Trepomonas agilis*, et même avec nombreux noyaux dans les sporanges des Vampyrelles (2).

Nous citerons encore relativement à cette question de l'autogamie chez les Amibes le travail de Dobell (3).

Par ce court exposé, on voit tout l'intérêt qui s'attache à cette question de la sexualité chez les Amibes ; sans aucun doute, les observations manquent de précision en général ; elles renferment évidemment des lacunes et aussi beaucoup d'inexactitudes ; mais telles qu'elles sont, elles marquent un progrès considérable, et elles doivent stimuler le zèle de tous ceux qui s'intéressent à ces grands problèmes de la biologie générale.

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse des Urédinées* (le Botaniste, 1er août 1895). — Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (le Botaniste, 5e série).

(2) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomonas agilis et Contribution à l'étude des Diplozoaires* (le Botaniste, 9e série, 1er fasc., décembre 1903). — *Id.* : *Etude de la Karyokinèse chez la Vampyrella vorax* (le Botaniste, 7e série, p. 131).

(3) Dobell : *Notes on some parasitic Protists* (Quat. Journ. Micr. sc., V, 52).

Les études dans cette voie sont d'ailleurs grandement facilitées par la possibilité d'obtenir des cultures d'Amibes.

C

La culture des Amibes a réalisé dans ces dernières années des progrès considérables.

Nous n'avons pas l'intention de donner ici l'indication des nombreux milieux nutritifs soit liquides, soit solides, qui ont été proposés : on en trouvera une énumération très complète dans l'ouvrage de Vahlkampf (1).

Nous dirons seulement que les Amibes affectionnent comme nourriture les Bactéries, et que les milieux nutritifs doivent par conséquent être favorables au développement de ces Bactéries. Frosch a même remarqué que certaines Bactéries sont plus que d'autres favorables à la culture des Amibes (2).

En général, c'est l'agar rendu plus ou moins nutritif par de la peptone, de la somatose, de la nutrose, etc., qui forme le fond de ces cultures ; on emploie aussi beaucoup le *Fucus crispus* dans la proportion de 5 p. 100 d'eau.

Les cultures d'Amibes doivent renfermer des Bactéries, puisque celles-ci forment le fond de la nourriture ; mais il y a intérêt à éliminer une foule de Protozoaires qui se développent concurremment et dont la présence risque de fausser les observations.

C'est seulement à ce titre que nous signalerons l'utilité que peut présenter parfois le liquide de Knop.

Nous avons remarqué tout à fait par hasard que certaines Amibes du groupe *A. limax* et *A. guttula* s'étaient

(1) E. Wahlkampf : *Beitr. zur Biol. und Entw. von Amœba limax* (Arch. f. Protist., Bd. V, p. 198-209).

(2) Frosch : *Zur Frage der Reinzuchtung der Amoben* (Centr. f. Backt. u. Parasit., Bd. XXI).

développées en abondance, dans des cuvettes où nous cultivions une algue, le *Chlorella vulgaris*, dans ce liquide de Knop.

Quelques-unes de ces cultures pouvaient être considérées comme pures, car en dehors de l'algue, elles ne renfermaient que ces Amibes et une seule espèce bactérienne. Les Amibes formaient un voile léger à la surface ; l'enkystement se montrait régulièrement au bout d'un certain temps.

Il se produisait là une sorte d'association qui mériterait d'être étudiée en détail. En effet, le liquide de Knop étant dépourvu de carbone organique, ce corps nécessaire à l'Amibe et à la Bactérie, ne pouvait provenir que de la nutrition holophytique de l'algue d'une part et sans doute d'une incorporation directe par la Bactérie d'autre part. Cette dernière se serait comportée à la façon des Nitrobactéries.

Nous n'avons pas eu le loisir jusqu'ici d'approfondir cette question ; nous devons donc nous borner à cette constatation : le liquide de Knop, ensemencé de *Chlorella*, se montre favorable au développement en culture pure d'une Bactériacée associée à une Amibe.

C'est avec de telles cultures que l'on pourra étudier la spécificité des Amibes et le mode de division nucléaire, sans être gêné par la présence d'autres organismes inférieurs.

D

L'étude du mode de division nucléaire nous paraît avoir une importance capitale dans la distinction des nombreuses espèces d'Amibes.

Cette idée se trouvait déjà exprimée dans notre premier travail sur la division du noyau chez l'*Amœba hyalina*, en 1899 (1) ; nous étions frappé par ce fait que, contrairement à ce qui existe ailleurs pour les espèces d'un même genre,

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 49.

on rencontre chez les Amibes des différences très grandes dans la division nucléaire. Nous étions confirmé dans cette vue un peu plus tard par nos recherches sur l'*Amœba Gleichenii* (1), où nous décrivions une téléomitose normale.

Puis est venu le beau mémoire de Wahlkampf sur l'*Amœba limax* (2), où se trouve une très bonne description d'un mode de karyokinèse encore inconnu. A la vérité, nous avions déjà obtenu depuis deux ans, chez cette même Amibe, des résultats analogues ; mais, entraîné par d'autres recherches, nous avions négligé de les publier.

D'autres mémoires sont venus, parmi lesquels il est juste de citer celui de Nägler (3) ; mais bien que l'auteur ait figuré de nombreux stades de division nucléaire, on peut dire qu'il n'a rien ajouté de bien important sur ce chapitre au travail de Wahlkampf.

Une mention spéciale doit être faite au sujet du mémoire de Doflein sur l'*Amœba vespertilio* Pen. (4).

Le noyau de cette espèce se divise par une sorte de mitose qui rappelle d'assez près celle que nous avons décrite autrefois chez l'*Amœba Gleichenii* : il y a formation d'un fuseau avec disparition progressive du nucléole ; on distingue nettement des chromosomes au stade de la plaque équatoriale ; ils se séparent en deux groupes comme dans la téléomitose normale. Ces phénomènes rappellent ceux qui ont été vus par Leyden et Lœwenthal chez l'*Entamœba buccalis* (5).

Disons en passant que l'*Amœba vespertilio* peut se remplir de Zoochlorelles qui vivent ensuite en symbiose, à

(1) P.-A. Dangeard : *La téléomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV).

(2) E. Wahlkampf : *Loc. cit.*, 1905.

(3) Nägler : *Loc. cit.*

(4) Doflein : *Studien zur Naturg. der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Supp. I, 1997, p. 250).

(5) Leyden u. Lowenthal : *Entamœba buccalis* (Charité Annalen, XXIX, p. 1).

l'intérieur du corps, tout comme chez l'*Amœba viridis*.

Dans cette espèce également, le nombre des noyaux atteint 8 dans les kystes, de sorte qu'on est conduit à penser que, lors de la germination du kyste, il y a naissance de huit jeunes Amibes uninucléées (1).

Wenyon a décrit de son côté, dans une Amibe indéterminée, une mitose normale.

Nous allons étudier dans cette première partie un assez grand nombre d'espèces d'Amibes : nous avons accordé une attention particulière au mode de division du noyau. Il est possible dès maintenant de poser les bases de deux groupements : l'un devra se constituer autour du type *Amœba limax* ; le second comprendra les espèces qui possèdent, comme l'*Amœba Gleichenii*, l'*Amœba vespertilio*, etc. une téléomitose normale.

SECTION I

Type de l'Amœba limax.

L'*Amœba limax* se développe en abondance dans la plupart des infusions : nous avons eu l'occasion de la rencontrer bien souvent au cours de nos recherches sur les organismes inférieurs ; plusieurs fois nous avons eu la curiosité de reprendre à nouveau son développement complet, dans l'espoir d'arriver à subdiviser cette espèce-souche en ses principales variétés. Les résultats que nous avons obtenus sont assez encourageants : nous avons noté un certain nombre de différences en ce qui concerne la structure du noyau et son mode de division ; mais nous ignorons encore si ces différences sont spécifiques ou si elles peuvent se montrer sur la même espèce vivant dans des conditions variables. Pour élucider ce point, il faudra, à partir d'une culture

(1) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Arch. f. Prot., Suppl. I, p. 177).

pure, établir une série d'ensemencements sur des milieux variés, et dans chaque culture suivre les modifications que pourra présenter la grosseur de l'Amibe, la structure de son noyau et la division nucléaire. Ce travail n'offre à l'heure actuelle aucune difficulté sérieuse : nous avons vu tout à l'heure que les cultures pures d'Amibes avec Bactéries sont faciles à obtenir ; le type de karyokinèse n'est plus à trouver ; les caractères généraux en sont fixés par le travail de Vahlkampf et nos propres recherches ; la technique histologique est celle qu'on emploie pour les autres organismes. On pourrait donc arriver à savoir si l'on doit démembrer, en s'aidant des différences que nous allons signaler, le type de l'*Amœba limax* en véritables espèces, ou s'il faut se borner à voir dans ces différences de simples variations sans importance

Bien que nous penchions pour la première hypothèse, nous nous bornerons à signaler séparément les variétés que nous avons étudiées.

Nous considérerons naturellement comme espèce-type de l'*Amœba limax* celle qui a été décrite avec tant de soin par Vahlkampf ; mais là également nous trouvons d'après ce savant deux aspects différents dans la division nucléaire ; à côté d'une karyokinèse montrant 4 gros chromosomes, on en rencontre une autre dans laquelle les chromosomes restent fusionnés.

Il est très remarquable, d'autre part, que la division nucléaire observée par nous dans l'*Amœba limax* ne correspond pas exactement à celle qui a été décrite par Vahlkampf.

Dans ces conditions, ce qu'il y a de mieux à faire est de rapporter les faits le plus exactement possible, en attendant de nouvelles recherches d'ensemble.

Le nucléole de l'*Amœba limax* est très gros ; il se sépare en deux, lors de la mitose, pour constituer les deux calottes polaires : les chromosomes ont la forme de granulations chromatiques ; ils ne sont guère distincts qu'au stade

de la plaque équatoriale. On observe dans ce type de nombreuses variétés ou espèces : la division nucléaire subit elle-même de nombreuses modifications qui la ramènent parfois à l'aspect d'une simple amitose.

Les kystes sont sphériques ; ils sont entourés à maturité d'une membrane brune ou noire sous laquelle il nous a semblé voir parfois une endospore mince incolore ; autour de ces kystes, on observe en général une zone plus ou moins irrégulière, plus ou moins épaisse, et de nature gélatineuse ; cette enveloppe peut manquer. Assez rarement le protoplasma, après avoir formé une première membrane, se contracte et s'entoure d'une seconde, abandonnant dans l'intervalle une substance gélatineuse à stries concentriques.

La paroi du kyste est le plus souvent lisse ; une espèce nous a cependant présenté des kystes dont la membrane présentait des pores, c'est-à-dire des espaces circulaires dépourvus de cutinisation.

On peut ainsi établir deux subdivisions.

A) LA PAROI DU KYSTE EST LISSE.

1° *Amœba limax* v^te^ α

Pl. I, fig. 1-23 et fig. 24-31.

Cette Amibe a d'abord été rencontrée dans de l'eau de rouissage à Ségrie (Sarthe). Le chanvre, dans cette localité, n'est pas toujours conduit à la rivière : on se contente de le placer dans de grandes mares ou « routoirs » : la fermentation s'y établit vite, amenant avec le développement des Bactéries l'apparition d'une foule de Protozoaires.

L'Amibe s'est développée en très grande abondance dans ce milieu.

Ses dimensions sous la forme allongée étaient : long., 40 μ ; largeur 14 μ ; sous la forme arrondie, 20 μ.

Cette forme est la plus grosse que nous ayons rencontrée parmi les variétés de l'*A. limax*.

On connaît le mode de progression habituel : un large pseudopode incolore s'étale à l'avant et l'endoplasme avec ses granulations suit ensuite le mouvement.

La vacuole contractile atteint 4 μ en diamètre : elle se forme par la fusion de trois à cinq petites vacuoles qui apparaissent les unes à côté des autres à l'arrière (Pl. I, fig. 1-3), mais dans le mouvement, la vacuole de fusion peut se trouver reportée en avant du noyau qui occupe généralement une position centrale.

Cette Amibe se nourrit de Bactéries qui se réunissent en sphérules à l'intérieur des vacuoles nourricières, ordinairement assez nombreuses (Pl. I, fig. 7).

Notre attention s'est portée de préférence sur la structure du noyau et son mode de division.

Nos observations ont été faites alors que le mémoire de Vahlkampf n'était pas encore publié ; les deux descriptions présentent des points communs, mais aussi des différences assez grandes, ainsi que nous allons le voir.

Le noyau est sphérique et limité par une membrane nucléaire ; le centre est occupé par un très gros nucléole chromatique ; celui-ci n'est séparé de la membrane que par un intervalle incolore de largeur assez faible. La substance qui remplit cet espace est achromatique ; le nucléole, par contre, se colore avec une grande intensité tout en restant sensiblement homogène (Pl. I, fig. 1).

A la prophase, le diamètre du noyau augmente et son contour devient elliptique ; à ce moment, le nucléole se sépare en deux moitiés qui restent encore réunies un instant par un mince filet (Pl. I, fig. 13). Après la séparation, la substance nucléolaire est disposée en deux calottes hémisphériques entre lesquelles se trouve un intervalle achromatique ordinairement assez étroit (Pl. I, fig. 14).

Nous sommes au stade de la plaque équatoriale : c'est

dans la partie médiane incolore qu'apparaissent de fines granulations chromatiques qui, à notre avis, représentent les chromosomes. Il nous est impossible d'évaluer leur nombre avec quelque certitude ; il y en a une vingtaine ou davantage (Pl. I, fig. 15-16).

L'origine de ces chromosomes est assez obscure : ils naissent, semble-t-il, dans la partie achromatique du noyau ; on les aperçoit avec un aspect un peu fibrillaire alors que le nucléole n'est pas encore complètement séparé en ses deux moitiés ; puis ils se condensent en fines granulations très chromatiques (Pl. I, fig. 23).

On retrouve ensuite ces chromosomes en petits bâtonnets dirigés suivant l'axe du fuseau (Pl. I, fig. 17).

A ce moment, les deux calottes polaires s'éloignent l'une de l'autre et l'ensemble du noyau a la forme d'une navette : la partie médiane du fuseau est un peu plus chromatique qu'auparavant, mais on ne distingue plus de chromosomes (Pl. I, fig. 18).

A la séparation qui a lieu par étirement, les deux calottes polaires ont perdu de leur chromaticité et de leur volume : les chromosomes, qui étaient devenus indistincts au stade précédent (Pl. I, fig. 19), paraissent s'être groupés en deux masses très chromatiques qui se séparent finalement : un peu de substance homogène du fuseau les accompagne (Pl. I, fig. 20-21).

Les deux noyaux-frères se reconstituent (Pl. I, fig. 22), alors que les deux Amibes se séparent : nous ne saurions dire quelle est l'origine exacte du nouveau nucléole.

Vahlkampf a trouvé deux manières d'être différentes dans l'espèce qu'il a étudiée ; sa description correspond à la nôtre jusqu'au stade de la plaque équatoriale. Mais les granulations ou bâtonnets, que nous considérons comme des chromosomes, ne sont pour lui que des protochromosomes ; ceux-ci s'uniraient ordinairement en trois gros chromosomes qui s'allongent suivant l'axe du fuseau et se séparent en-

suite transversalement ; ces chromosomes se réunissent à l'anaphase pour donner un gros nucléole, alors que la calotte polaire disparaît peu à peu. Les choses se passent de la même façon dans le second cas, avec cette différence que les chromosomes ne se différencient pas ; ils sont représentés au stade de la plaque équatoriale par un gros amas chromatique qui se sépare simplement en deux par étirement ; chaque partie donne naissance finalement, comme dans le premier cas, au nouveau nucléole (1).

Tout cela soulève d'assez grosses difficultés d'interprétation, et dans l'ignorance où nous sommes, ne sachant pas s'il s'agit là de différences spécifiques, nous n'entamerons pas une discussion stérile.

Ce qui frappe dans les observations de Vahlkampf et les nôtres, c'est que le nucléole — quel que soit le nom qu'on lui donne — est très gros relativement à la partie chromatique. Il se sépare en deux moitiés qui forment les calottes polaires : la substance de ces formations est destinée à disparaître plus ou moins à l'anaphase.

Par contre, les chromosomes apparaissent dans la partie achromatique : leur volume est d'abord très faible, mais il augmente dans une notable proportion, suivant notre description, dans une proportion beaucoup plus grande (Vahlkampf).

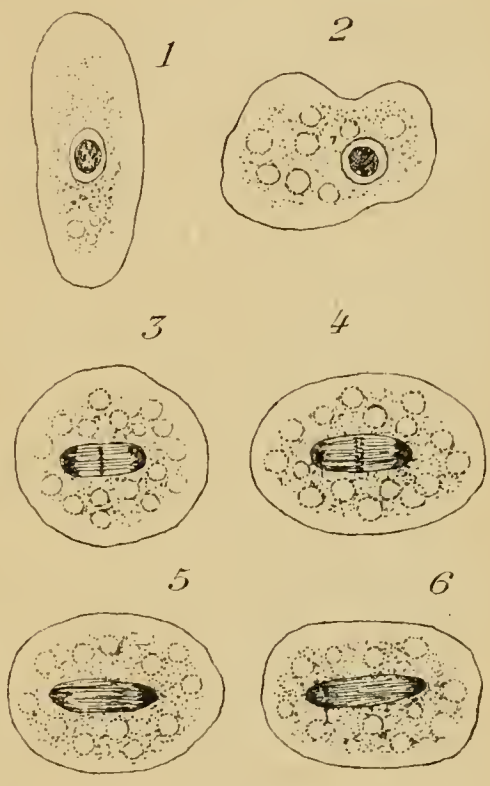
Si les chromosomes sont des éléments permanents du noyau, il est difficile d'expliquer comment les chromosomes forment à l'anaphase un nucléole massif, alors qu'à la prophase suivante ils naissent dans la partie achromatique. On pourrait peut-être supposer que ces granulations viennent du nucléole, mais c'est là une hypothèse toute gratuite.

Nous ne séparons pas de la forme précédente une Amibe de taille un peu plus faible qui s'est développée dans une infusion.

(1) Wahlkampf : *Loc. cit.*, p. 184.

Tous les stades de la division sont analogues aux précédents : le cytoplasme présente une structure alvéolaire très nette, surtout au moment où les deux Amibes vont se séparer (Pl. I, fig. 24-31).

Nous pourrions faire exactement les mêmes remarques au sujet d'une autre Amibe qui s'est montrée en quantité considérable dans du mout de bière (T. I, fig. 1-2) ; nous n'avons jamais vu les granulations ou les petits bâtonnets de la plaque équatoriale s'unir en trois ou quatre gros chromosomes ; nous avons cependant rencontré plusieurs individus au stade de la plaque équatoriale, avec les deux calottes polaires et les granulations chromatiques ou chromosomes situés à l'équateur du fuseau ; nous avons vu également plusieurs stades de l'anaphase, alors que le fuseau s'est allongé et que les chromosomes sont devenus indistincts (T. I, fig. 3-6).



T. I. *Amœba limax.*

Nous signalerons ici une forme d'*Amœba limax* dans laquelle les premiers stades de la division nucléaire se font comme dans le cas normal ; mais les détails de l'anaphase étaient plus nets. Ainsi dans la division représentée pl. I, fig. 36, les deux noyaux sont encore réunis par un long trabécule ; quelques parties chromatiques irrégulières forment une sorte d'anneau autour de la partie centrale colorée en rose ; on retrouve ces mêmes parties chromatiques alors que la trabécule d'union a disparu ; on est fondé à admettre d'après

les stades qui précèdent que ces éléments chromatiques proviennent de la fusion des chromosomes ; c'est cette chromatine qui, s'unissant avec la partie centrale appartenant aux calottes polaires, paraît reconstituer le gros corpuscule désigné sous le nom de nucléole qui occupe le centre du noyau à l'état de repos.

Il est extrêmement difficile, dans ce mode de division, d'établir exactement les relations qui existent entre le nucléole et les chromosomes. Wahlkampf est d'avis que les chromosomes naissent et se développent aux dépens des calottes polaires : « Ich vermute daher, dass die Anlage und das Wachstum der Aquatorialplatte und das Wachstum der chromosomen auf Kosten der Polkörper erfolgt. Für diese Vermutung spricht nachst den genannten Grossenverhältnissen und der schliesslichen Vereinigung von Polkörpern und Tochterplatten auch das Wachstum der Chromosomen an der der Polkörpern zugewandten Enden, wodurch die keulenförmige Gestal zustande kommt (1). »

Pour discuter cette question utilement, il est nécessaire de se reporter à la téléomitose normale telle que nous la décrirons plus loin chez l'*Amœba Gleichenii* : nous verrons alors que les deux modes de division nucléaire ne sont peut-être pas aussi différents qu'on serait tenté de le croire à un premier examen.

2° *Amœba limax* v^te^ β

(Pl. II, fig. 32-42.)

Nous étudierons ici séparément une variété obtenue dans une infusion de foin avec de nombreux *Chilomonas*.

Longueur, 18 à 20 μ ; largeur, 12 μ.

Malgré ses dimensions plus faibles, cette forme est intéressante.

(1) Wahlkampf : *Loc. cit.*, p. 186.

Les chromosomes se voient nettement au stade de plaque équatoriale ; ils sont fibrillaires. Après une bipartition transversale, ils se réunissent en deux masses chromatiques qui s'éloignent l'une de l'autre et se séparent par étirement. A côté, extérieurement, sont les nucléoles qui ont conservé sensiblement leur grosseur, mais qui sont presque achromatiques (Pl. II, fig. 32-41).

Il n'existe pas ici une disproportion entre la masse de chromatine contenue dans les chromosomes au stade de la plaque équatoriale et celle qui se voit à l'anaphase.

Les chromosomes, après leur bipartition transversale, semblent donc s'unir en deux amas de chromatine qui s'éloignent l'un de l'autre, en prenant plus ou moins l'aspect claviforme.

On peut même admettre que les deux calottes polaires, en reprenant leur chromaticité, redeviennent les nucléoles des nouveaux noyaux, alors que les chromosomes disparaissent en perdant leur sensibilité aux réactifs dans l'intervalle périnucléolaire. En effet, nous avons pu mettre en évidence plusieurs fois dans cet intervalle un peu de nucléoplasme granuleux.

Cette forme a fourni de nombreux kystes sphériques d'un diamètre de 14 à 15 μ ; on distingue une enveloppe externe assez mince, un peu brune, et une seconde membrane assez épaisse, de couleur beaucoup plus sombre. Nous avons cru voir parfois une troisième membrane incolore à stries concentriques qui recouvre directement le protoplasma. L'enveloppe externe a un contour extérieur plus ou moins régulier ; elle est de nature plus ou moins gélatineuse.

Le protoplasma est incolore et finement granuleux ; au centre se trouve un noyau nucléolé (Pl. II, fig. 42).

3° *Amœba limax* v^te^ γ.

(Pl. II, fig. 1-21.)

Cette variété s'est développée dans une infusion où une carpe avait été abandonnée pendant une quinzaine de jours.

Les individus se trouvaient en grand nombre dans le voile superficiel constitué par les Bactéries.

L'endoplasme était granuleux, sans autres vacuoles que la vacuole contractile. Celle-ci prend naissance en arrière du noyau par six ou sept petites vacuoles qui se fusionnent successivement (Pl. II, fig. 1-4) : la vacuole gagne alors la partie postérieure du corps, où elle se vide au contact de la surface.

Nous avons représenté d'une part à un fort grossissement l'aspect ordinaire du corps avec son ectoplasme et son endoplasme, et d'autre part à un plus faible grossissement les déformations rapides montrées par un seul individu dans l'espace d'une minute environ (Pl. II, fig. 9-14).

Après fixation à l'alcool absolu, le protoplasma s'est montré réticulé.

Le noyau à l'état de repos possède la structure ordinaire déjà décrite ; cependant le nucléole, au lieu d'être compact, montre une tendance à se différencier en une zone annulaire chromatique limitant une partie centrale incolore (Pl. II, fig. 5).

Cette structure se trouve complètement réalisée à la prophase, si bien que les deux calottes polaires se séparent comme les deux moitiés d'un anneau (Pl. II, fig. 17).

Le stade de la plaque équatoriale n'offre rien de particulier ; dans l'unique stade de l'anaphase que nous ayons rencontré, les chromosomes n'étaient plus visibles (Pl. II, fig. 19-20).

Nous avons représenté fig. 21 un kyste dont l'enveloppe

externe incolore est assez large et dentée irrégulièrement. La seconde membrane est assez mince et de couleur brune ; le noyau possède un nucléole à zone annulaire chromatique.

4° *Amœba limax* v^te^ δ.

(Pl. II, fig. 22-31.)

On peut rapprocher de la variété précédente une autre forme dans laquelle le noyau possède également un nucléole différencié en deux zones.

Cette structure se voit très nettement aussi bien au stade de repos qu'au stade de division (Pl. II, fig. 22-31).

La couronne chromatique du nucléole est bien délimitée ; elle entoure un large espace intérieur incolore.

On dirait même qu'à la division, l'anneau se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre ; ces deux calottes restent réunies un certain temps par du protoplasma homogène ou fibrillaire qui tient la place du fuseau ; mais nous n'avons pas vu ici les granulations qui représentent les chromosomes (Pl. II, fig. 26-27).

Chaque calotte semble simplement rapprocher ses bords à l'anaphase pour reconstituer les nouveaux noyaux.

Dans cette variété, les individus à deux noyaux ne sont pas rares (Pl. II, fig. 28-29).

Les kystes ont la structure ordinaire, mais le noyau conserve son nucléole annulaire (Pl. II, fig. 31).

Si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, nous aurions ici une sorte d'amitose rappelant quelque peu celle qui a été décrite par Schaudin dans l'*Amœba crystalligera* (1) ; nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

(1) Schaudinn : *Ueber Kernth. mit nachf. Korperth. bei Amœba cristalligera* (Sitz. d. K. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin, 2e série, vol. II, 1894, p. 1029-36).

Amœba limax v^te^ ε.

(T. II, fig. 1-11.)

Cette variété s'était développée dans une infusion de foin : l'Amibe est sensiblement plus grosse que dans la variété précédente ; elle progresse très vite ; l'avant s'étale en une nappe hyaline et le protoplasma avance vers cette nappe avec ses granules et la vacuole contractile ; celle-ci prend naissance à l'arrière par deux ou trois vacuoles qui se fusionnent ; elle est entraînée par le mouvement du protoplasma et vient se vider au contact de la surface (T. II, fig. 1-5).

Le noyau est gros dans cette forme ; son diamètre atteint 6 μ ; la distinction du nucléole en une couronne chromatique externe, entourant une partie centrale moins colorée, est particulièrement nette (T. II, fig. 6-7).

Le protoplasma montre un assez grand nombre de vacuoles ; il est assez sensible aux réactifs colorants.

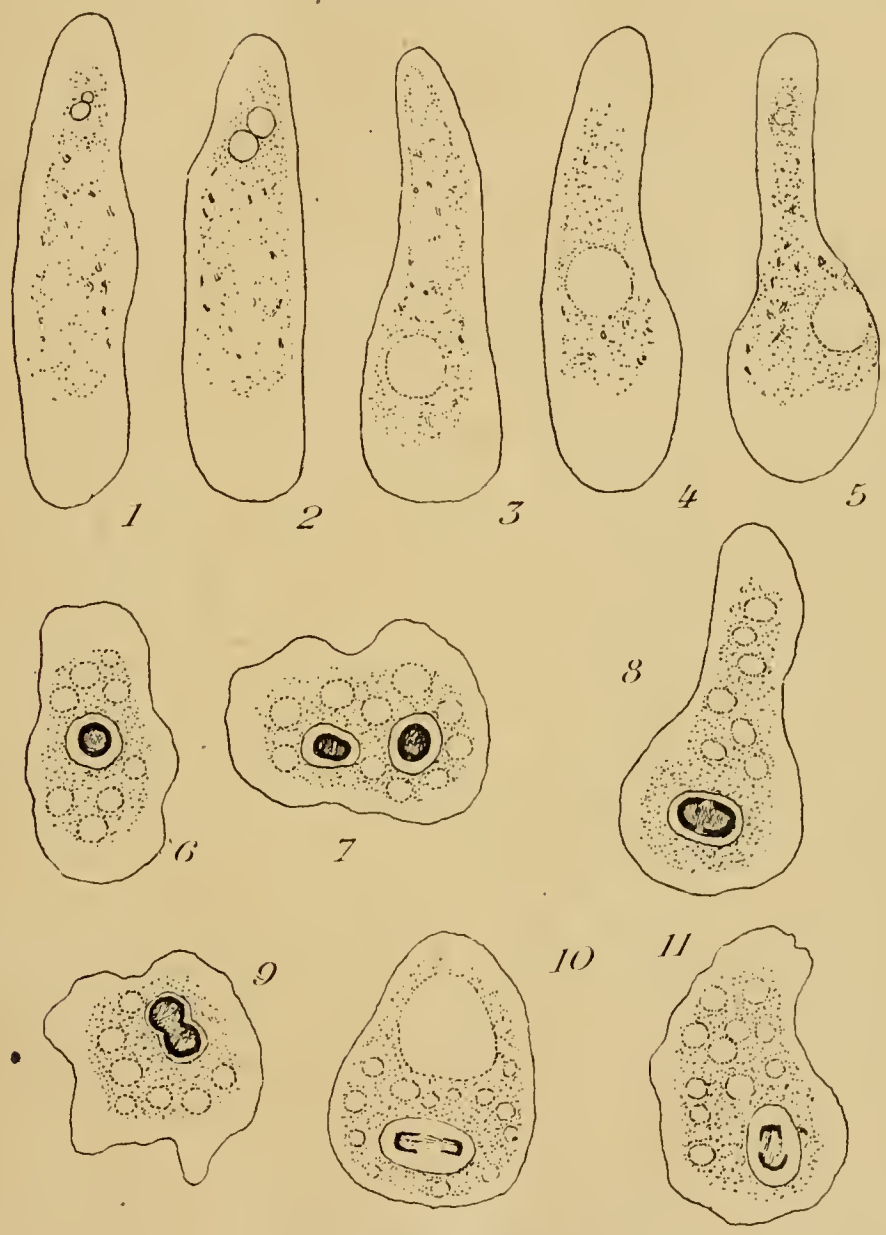
La division nucléaire semble se faire par un simple allongement du noyau, suivi d'un étranglement et sans modification de la structure (T. II, fig. 8-10).

Il faudrait cependant de nouvelles observations avant d'admettre la chose définitivement.

Il est possible, en effet, que les aspects que nous avons rencontrés se rapportent à de simples modifications dans la forme du noyau, sans rapport avec la division ; pour trancher la question, il eût fallu constater, en même temps, une bipartition du corps ; comme les préparations renfermaient une assez grande proportion d'individus à deux noyaux, on est amené à supposer que cette bipartition n'est pas toujours en relation directe avec la division nucléaire (T. II, fig. 7).

Il n'est guère possible d'admettre en l'état des choses que toutes les modifications que nous venons d'indiquer dans la structure du noyau et son mode de division chez l'*Amœba*

limax puissent dépendre uniquement des conditions du milieu; nous ne connaissons pas jusqu'ici de transformations aussi étendues de l'appareil nucléaire.



T. II. *Amœba limax* vte ε.

Mais si les variétés que nous venons de décrire sont appelées à prendre rang d'espèces, il est bien évident que dans la pratique courante personne ne songera à les reconnaître. En effet, l'étude de la division nucléaire, à moins

d'un hasard heureux, peut exiger plusieurs semaines d'un travail assidu et encore faut-il que les circonstances soient favorables ; on examine des milliers d'individus avant d'en trouver un en division ; il deviendrait fastidieux et inutile de répéter ce travail pour chaque forme rencontrée.

On pourrait toutefois établir assez rapidement une subdivision de l'espèce souche, selon que le nucléole est compact ou qu'il présente un anneau chromatique ; ce caractère est facile à établir et n'exige qu'une ou deux heures si l'on se borne à une fixation rapide à l'alcool absolu suivie d'une coloration double à l'hématoxyline et au picro-carmin.

Il ne faut guère songer à aller plus loin au point de vue systématique ; mais au point de vue biologique, nous pouvons maintenant entrevoir les conséquences d'une étude détaillée des espèces dérivées du type *A. limax* ; nous y trouvons déjà des transitions entre l'amitose, l'haplomitose et la téléomitose ; l'évolution de l'appareil nucléaire pourra peut-être livrer quelques-uns de ses secrets grâce à l'étude de ces Amibes.

Nous avons essayé de voir si les Amibes du type *A. limax* pourraient nous fournir également quelques renseignements au sujet de la reproduction sexuelle.

On a découvert tout récemment, à la période d'enkystement de certaines Amibes, des phénomènes d'autogamie excessivement intéressants dont nous avons dit un mot dans l'historique.

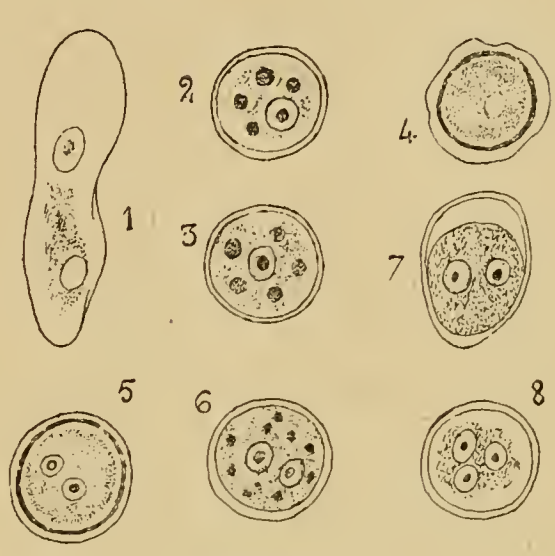
Ces faits nous ont engagé à étudier de plus près l'enkystement dans l'*Amœba limax*.

Nous avons profité pour cela d'une culture pure de cette espèce, avec, comme milieu, du liquide de Knop dans lequel un Bacille avait formé de nombreuses colonies.

Au bout de quelques jours, la surface du liquide était recouverte par un voile blanc dans lequel se trouvaient les Amibes, avec une quantité considérable de leurs kystes.

Les débuts de l'enkystement montrent un caractère in-

téressant ; lorsque l'Amibe s'arrondit, le noyau est à peu près central ; autour de lui, on distingue dans le protoplasma cinq ou six sphérules chromatiques, parfois davantage ; elles se colorent par l'hématoxyline (T. III, fig. 2). Ces corpuscules correspondent sans doute à ce que les auteurs désignent sous le nom de chromidies ; mais alors que beaucoup d'auteurs cherchent à établir une relation directe entre les chromidies et le noyau, il est bien certain qu'ici ces éléments sont indépendants du noyau. Lorsque l'enkystement est plus avancé, elles disparaissent, et le protoplasma devient finement granuleux.



T. III. *Amœba limax*. Fig. 1-8.

L'acide osmique colore faiblement en noir le contenu du kyste ; mais il n'existe aucun globule graisseux de forme déterminée.

Nous avons examiné un très grand nombre de kystes ; la plupart ne possèdent qu'un seul noyau ; quelques-uns, dans la proportion de un sur deux cents, ont deux noyaux ; enfin quelques rares kystes, un peu plus gros que les autres, nous ont montré trois noyaux, rapprochés les uns des autres (T. III, fig. 3-8).

Nous croyons pouvoir affirmer que les kystes de l'*Amœba limax* n'offrent aucun phénomène d'autogamie, au moment de leur formation ; ils n'en présentent pas davantage plus tard ; les kystes de cette même culture, examinés six mois après, n'offraient aucun changement appréciable.

La forme sur laquelle a porté cette observation avait un nucléole du type compact ; les circonstances ne nous ont

pas permis de pousser plus loin l'étude de son appareil nucléaire ; nous devons la laisser sous le nom général d'*Amœba limax*, sans pouvoir la ranger dans l'une ou l'autre des variétés précédemment indiquées.

Une autre Amibe du type *limax*, cultivée dans du liquide de Knop, nous a donné, à côté de kystes ordinaires, d'autres kystes ayant une structure quelque peu différente (T. IV, fig. 3-4) ; il existe une première membrane à double contour ; une seconde membrane, séparée de la première par un intervalle plus ou moins grand, recouvre directement le protoplasma ; celui-ci a donc subi une contraction au cours de la formation du kyste, abandonnant autour de lui une substance gélatineuse ; celle-ci forme dans l'intervalle qui sépare les deux membranes des stries concentriques. Ce sont les kystes les plus gros qui possèdent ainsi une double membrane ; mais après la contraction, la sphère de protoplasma a un diamètre de 10 μ environ, comme dans les kystes ordinaires.

Nous ne voyons jusqu'à présent dans cette structure différente des kystes qu'une simple modification dans le développement d'une seule et même espèce.

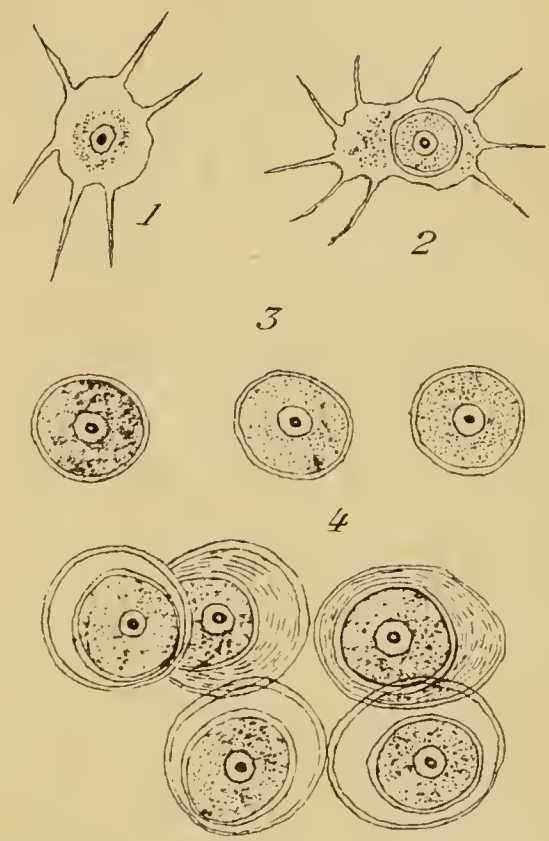
Il n'en est pas de même des phénomènes observés par Beyerinck dans son *Amœba nitrophila* (1).

Cette Amibe est du type *A. limax* ; pour l'enkystement elle conserve sa forme générale, mais le protoplasma se condense au centre en une spore qui se recouvre d'une double membrane, exospore et endospore ; chaque Amibe peut ainsi donner naissance, à son intérieur, à un ou deux kystes.

Ces faits sont assez singuliers ; ils constituent une exception pour le groupe ; ce n'est pas sans peine que nous admettons l'observation ; elle appelle une vérification. On peut, en effet, se demander si on ne se trouve pas en face de

(1) Beyerinck : *Kulturversuche mit Amoben auf festen Substr.* (Cent. f. Bak. a. Parasit., Bd. XIX, Bd. XXI).

kystes à double membrane, dans lesquels la membrane externe aurait conservé plus ou moins l'apparence de l'Amibe et sa forme. Nous ajouterons que nous avons rencontré des kystes appartenant au *Cochliopodium bilimbosum* et à l'*Amœba limax* et qui étaient englobés par des *Nuclearia* (T. IV, fig. 1-2); cela donnait l'apparence d'une cellule à spores endogènes. Nous considérons, jusqu'à nouvel ordre, comme peu vraisemblable, le fait pour une Amibe de pouvoir former deux spores endogènes dans la même cellule, par un procédé si différent de celui que nous connaissons chez les autres espèces.



T. IV. Fig. 1-2. *Neuclearia simplex*; 2. Individu ayant englobé un kyste d'Amibe; 3-4. Kystes d'*Amœba limax*.

B) LA PAROI DU KYSTE MONTRE PLUSIEURS PORES.

1° *Amœba punctata* sp. nov.

(T. V, fig. 1-15.)

Cette espèce s'est développée dans une assiette remplie d'eau où nous avions mis ensemble de la terre de jardin et des fragments de pomme de terre.

L'étude en a été faite pendant les vacances de 1909 dans notre petit laboratoire de vacances à Ségrie (Sarthe).

Par sa forme et son mode de locomotion, elle ne se distingue guère du type *limax* ordinaire ; on peut s'en rendre compte, d'après les figures 1 à 7 qui représentent les changements successifs de forme qui se sont produits durant la marche dans l'espace de deux minutes environ (T. V, fig. 1-7).

Les individus se nourrissent de Bactéries que l'on trouve dispersées dans le protoplasma ou réunies par petits paquets.

Le noyau ne se distingue pas de celui de l'*A. limax* ; son mode de division n'a pas été observé.

Le mode de formation des kystes est intéressant à suivre ; le corps s'arrondit ; le protoplasma renferme quelques vacuoles qui changent assez rapidement en nombre et en position, ainsi que le représentent les fig. 8-10, T. V. La surface, qui est d'abord lisse, se recouvre de petites granulations qui ne sont probablement pas autre chose que des résidus bactériens de digestion ; ces granulations se trouvent repoussées par une sécrétion gélatineuse qui forme une zone externe incolore.

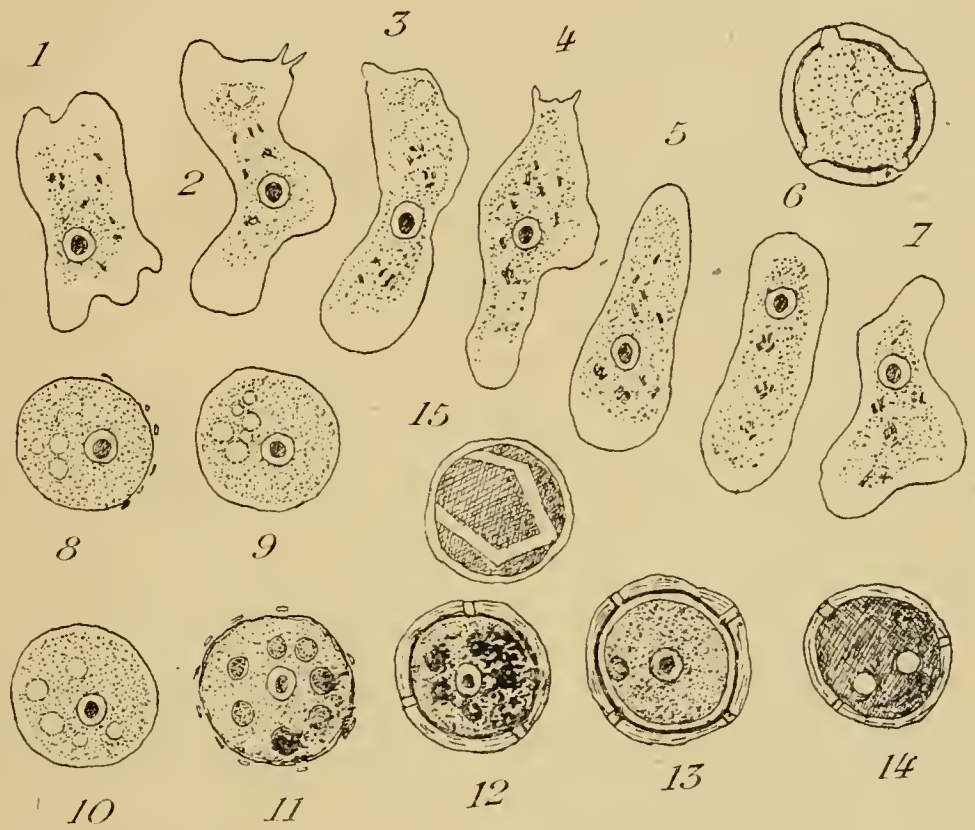
Sous cette zone, le protoplasma se recouvre d'une membrane solide, plus ou moins épaisse, qui se colore assez rapidement en brun ; elle est tapissée en dedans, semble-t-il, d'une mince endospore incolore.

L'exospore montre un certain nombre de places circulaires au niveau desquelles elle reste incolore ; ces ponctuations se continuent dans la zone gélatineuse par une sorte de canal (T. V, fig. 12-14). Nous avons cru voir dans certains kystes que la partie non colorée de l'exospore correspondait, non à une simple ponctuation, mais à de véritables sillons (fig. 15).

Cette espèce est également favorable à l'étude des chromidies.

Au moment où le corps s'arrondit pour l'enkystement, le noyau occupe le centre ; tout autour apparaissent de gros globules homogènes, réfringents, bien distincts du protoplasma ; leur nombre est variable ; ils sont aussi gros que le

noyau (T. V, fig. 11-12) ; leur diamètre atteint parfois 3 μ. On pourrait croire, d'après leur aspect, qu'il s'agit de corpuscules oléagineux ; mais il n'en est rien. L'acide osmique les laisse incolores ; par contre, l'hématoxyline leur communique une teinte plus foncée qu'au protoplasma ; ces



T. V. *Amœba punctata*, fig. 1-15.

corpuscules sont évidemment de nature albuminoïde ; après fixation et coloration, ces éléments sont séparés du protoplasma par un intervalle incolore.

Ces corpuscules chromatiques disparaissent peu à peu, et dans le kyste mûr, il n'existe plus autour du noyau central qu'un protoplasma granuleux.

L'intérêt de ces chromidies dont nous avons signalé également la présence dans les kystes de l'*Amœba limax*, porte sur l'interprétation qui a pu leur être donnée par certains auteurs.

Il est absolument certain que dans les cas examinés par nous, les chromidies sont des formations indépendantes du noyau.

Ou Hartmann et les auteurs qui l'ont suivi, attribuent aux chromidies un rôle important dans les phénomènes d'autogamie des Amibes.

On doit se demander, après nos observations, si ces auteurs n'ont pas été induits en erreur par des corpuscules colorables semblables à ceux que nous venons de décrire ; nous discuterons cette question en détail un peu plus tard.

Amœba Guttulla Dujardin

Cette Amibe ressemble à l'*Amœba limax*, dont elle ne diffère guère que par ses dimensions plus petites.

Penard lui attribue une taille de 30 à 35 μ ; les deux formes que nous allons décrire avaient l'une en longueur 20 μ, alors que la seconde ne dépassait guère 12 μ. Nous sommes d'ailleurs de l'avis de ce savant qui considère que tout un groupe d'Amibes est compris sous cette désignation ; nous pensons même que ce groupe est réuni à celui qui est désigné sous le nom d'*Amœba limax* par une foule d'espèces intermédiaires.

1° *Amœba guttula* v^te^ α.

(T. VI, fig. 1-7.)

Cette Amibe est la plus petite que nous ayons rencontrée : longueur, 12 μ ; largeur 4 μ ; sous la forme arrondie, le diamètre est de 6 à 7 μ.

Elle s'est développée dans du liquide de Knop, placé dans un endroit faiblement éclairé, et le voile blanc superficiel qui s'était formé ne comprenait, en dehors de l'Amibe, qu'un mycélium très fin et en apparence une seule espèce de Bac-

térie à éléments très courts ; cette Bactérie se présentait sous la forme dissociée, la forme diplocoque et l'aspect de chaînettes à 6 ou à 12 éléments.

L'Amibe progressait à l'aide de son pseudopode unique qui souvent se dichotomisait après s'être étalé ; ce pseudopode était susceptible de s'allonger beaucoup, et même de se ramifier (T. VI, fig. 1-2).

T. VI. *Amœba guttula* vte α. Fig. 1-7. — *Amœba guttula* vte β. Fig. 8-17.

Cette Amibe nous a présenté une particularité intéressante : beaucoup d'individus renfermaient une sorte de grosse sphère ressemblant à un germe endogène (T. VI, fig. 6-7). Ces germes endogènes ressemblaient à ceux que nous avons rencontrés chez beaucoup d'organismes, et en particulier dans les Amibes du *Sappinia pedata* (1).

On aurait pu croire que ces germes endogènes n'étaient

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (le Botaniste, série V).

autre chose que les Bactéries ingérées par l'Amibe et contenues dans une vacuole nourricière unique.

Mais, en observant les choses de plus près, on ne tarde pas à reconnaître qu'il s'agit d'une véritable épidémie ; les Amibes, qui sont envahies, ne montrent plus finalement, en dehors du germe endogène, qu'un peu de protoplasma avec le noyau.

Ces germes endogènes m'ont paru constitués par un micrococque, comme ceux du *Sappinia pedata*, avec lesquels ils présentent une grande ressemblance ; nous aurons l'occasion d'en décrire de semblables chez une Monadinée.

La structure du noyau, dans cette Amibe, est intéressante; souvent on ne distingue qu'un nucléole au centre du noyau ; mais beaucoup d'individus montrent nettement une autre différenciation. Le noyau, dans ce cas, présente : 1° une membrane nucléaire ; 2° une zone étroite incolore ; 3° une sphère centrale assez chromatique ; 4° un petit corpuscule chromatique très bien délimité et occupant une position excentrique à la surface de la sphère (T. VI, fig. 3-4).

Pour interpréter la valeur de chacune de ces parties, il aurait fallu suivre le mode de division ; mais la petitesse du noyau est telle que la chose est presque impossible. Certains aspects font croire cependant que cette division se fait comme dans l'*Amœba limax* v^te^ α.

2° *Amœba guttula* v^te^ β.

(T. VI, fig. 8-17.)

Cette Amibe s'est montrée dans une infusion ; sa longueur était de 20 μ sur une largeur de 7 μ.

Le mouvement se fait de la manière ordinaire : en 1/2 minute, on peut voir le pseudopode s'étaler, se bifurquer ou même se trifurquer, puis redevenir simple pour se lober à nouveau (T. VI, fig. 8-12).

Le noyau possède la structure que nous avons décrite

dans l'*Amœba limax* : le mode de division est probablement le même si nous en jugeons par un des stades rencontrés, celui de la plaque équatoriale.

Les kystes rappellent aussi ceux de l'*Amœba limax* ; toutefois nos dessins ne font pas mention de la membrane externe gélatineuse ; il est probable qu'elle est plus mince et qu'elle a échappé à notre observation.

Les kystes, d'un diamètre de 10 à 12 μ, n'ont qu'un seul noyau central et le cytoplasme est finement granuleux.

SECTION II

Amibes à téléomitose normale.

Ces Amibes possèdent un mode de division tout à fait semblable à celui que nous avons décrit autrefois chez les Chlamydomonadinées, les *Pandorina*, etc. ; il ressemble aux mitoses des algues, et sauf la petitesse des chromosomes, on peut le comparer tout à fait à la karyokinèse des organismes supérieurs ; il n'existe pas de calottes polaires formées par la bipartition du nucléole, comme la chose se voit chez l'*Amœba limax* et ses variétés ; le nucléole disparaît pendant la division, et il se reforme dans les nouveaux noyaux ; les chromosomes sont distincts depuis le début de la prophase jusqu'à la fin du stade tonnelet ; la répartition de la chromatine aux noyaux-frères se fait beaucoup plus exactement que pour les espèces de la forme *A. limax*.

Nous nous demandons si ce fait d'une répartition plus exacte de la chromatine aux cellules-filles n'a pas pour effet immédiat de fixer d'une façon plus exacte les dimensions et les caractères des individus.

Dans les deux espèces que nous allons étudier, et qui possèdent cettte téléomitose normale, nous n'avons point trouvé ces variations de taille qui sont si fréquentes dans les cultures d'*Amœba limax*, et qui en rendent l'étude spécifique si difficile.

Nous rappelons que pour l'une des espèces, nous avons pris date par une note préliminaire insérée aux comptes rendus (1).

1° *Amœba Gleichenii Duj.*

(Pl. III, fig. 1-26.)

Nous avons désigné sous ce nom, afin de ne pas multiplier les espèces, une Amibe qui s'est développée dans une infusion rendue nutritive avec du pain.

Cette espèce se présente sous deux aspects principaux : sous la forme allongée, ses dimensions sont en longueur 40 μ, en largeur 20 à 25 μ, sous la forme arrondie, le diamètre est de 30 μ environ et de nombreux pseudopodes courts, épais, formant autant de lobes, rayonnent autour de la surface du corps ; souvent aussi le corps s'aplatit et il n'existe alors qu'un ou deux larges pseudopodes (Pl. III, fig. 1-5).

La séparation en endoplasme granuleux et en ectoplasme hyalin est très nette ; la proportion d'ectoplasme est relativement assez grande ; on observe une vacuole contractile à la limite de l'endoplasme.

Nous avons pu suivre sans trop de difficultés la division du noyau dans cette espèce ; chez les autres Amibes que nous avons rencontrées, la division du noyau n'avait lieu que pour la bipartition du corps ; ici, elle se produit également à la formation du kyste. N'ayant remarqué aucune différence entre ces deux mitoses, nous ne donnerons qu'une description.

Le noyau, au stade de repos, est muni d'une membrane nucléaire et d'un gros nucléole central ; l'intervalle compris entre le nucléole et la membrane est rempli par du nucléoplasme sensiblement homogène (Pl. III, fig. 5, 9).

(1) P.-A. Dangeard : *La télcomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus, Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV, 15 décembre 1902).

A la prophase, le nucléole se vacuolise, devient spongieux; le noyau augmente de volume et le nucléoplasme devient d'aspect granuleux et un véritable spirème ne tarde pas à apparaître. Après disparition complète du nucléole, on voit le spirème se fragmenter en segments chromatiques ; ils sont allongés en forme de petits rubans sinueux et entremêlés les uns dans les autres. Ces chromosomes sont plongés dans une substance sensiblement homogène qui va donner directement le fuseau achromatique par allongement du noyau (Pl. II, fig. 9-15).

Nous n'avons vu aucune trace de centrosomes aux pôles du fuseau.

Les chromosomes se groupent sur le plan équatorial du fuseau en devenant globuleux; nous en avons compté environ une vingtaine ; ce sont de fines granulations chromatiques, et la numération en est particulièrement difficile. Toutes nos figures à cet égard ne semblaient pas exactement concordantes, et il nous faudrait d'autres matériaux et un nouvel examen pour préciser davantage (Pl. III, fig. 16-17).

La métaphase représente des modifications en sens inverse de celles qui viennent de se produire ; les chromosomes, après une bipartition dont il est impossible de fixer le sens, se séparent en deux groupes qui s'éloignent l'un de l'autre ; le tonnelet s'allonge beaucoup (Pl. III, fig. 18-20).

S'il s'agit de la période de multiplication, c'est au moment où le corps de l'Amibe s'étrangle pour la bipartition, que le tonnelet se sépare en son milieu, chaque groupe de chromosomes entraînant avec lui une part correspondante de la substance achromatique du fuseau (Pl. III, fig. 6-8).

Dans la division du noyau, à l'intérieur du kyste, les deux extrémités du tonnelet viennent buter jusqu'au contact de la paroi.

Les chromosomes, qui sont restés sur un seul plan pendant le stade tonnelet, reprennent l'aspect fibrillaire et s'unissent en un nouveau spirème ; ce spirème se trouve inclus dans la

substance achromatique du fuseau autour de laquelle la membrane nucléaire, qui a plus ou moins disparu pendant la mitose, se reforme nettement.

Le nucléole ne tarde pas à se montrer au centre du noyau, alors que le spirème devient indistinct dans le nucléoplasme : les deux noyaux frères ont repris la structure du stade de repos (Pl. III, fig. 20-22).

Les kystes de cette espèce sont intéressants à étudier, et nous regrettons vivement de n'avoir pu soupçonner, au moment où nous avons fait cette recherche, les phénomènes d'autogamie signalés récemment.

Il semble cependant certain que notre espèce montre un acheminement vers les conditions de sexualité qui se trouvent réalisées dans les *Entamœba*.

En effet, les diverses espèces d'Amibes du type *A. limax* et *A. guttula*, ne présentent au moment de l'enkystement aucune division nucléaire.

Ici, au contraire, nous trouvons d'une façon constante cette division nucléaire qui est suivie chez les *Entamœba* d'une fusion sexuelle, et qui fournit par conséquent plus ou moins directement les noyaux copulateurs (1).

Nous allons maintenant soulever un problème dont la solution exigera sans doute les efforts réunis de nombreux observateurs.

L'apparition de l'autogamie est-elle en relation directe avec l'existence d'une téléomitose normale ?

Les amibes du type *A. limax* me paraissent présenter dans la répartition de leur chromatine une infériorité manifeste ; quelques espèces sont en voie, il est vrai, d'acquérir une téléomitose normale qui se trouve réalisée chez l'*Amœba Gleichenii* ; mais dans celles qui ont un nucléole annulaire, la division nucléaire paraît se rapprocher de l'amitose.

On peut donc se poser la question de savoir si la repro-

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Prot., Bd. XIV, p. 281).

duction sexuelle est compatible avec l'amitose ou si elle est liée à l'existence de la téléomitose ; les espèces d'*Entamœba* qui sont autogames devront être particulièrement étudiées à ce point de vue.

On doit souhaiter également que la question des divisions réductionnelles qui sont indiquées comme précédant la copulation des noyaux soit revue avec soin.

Quelques zoologistes ont une tendance à penser que les divisions réductionnelles doivent précéder l'acte copulateur chez les organismes inférieurs comme chez les Métazoaires ; or, on connaît déjà de nombreux exemples où la division de réduction suit la formation de l'œuf au lieu de la précéder (Ascomycètes, Basidiomycètes, *Chlamydomonas*, *Zygnema*).

Notre étude de l'*Amœba Gleichenii* a été faite, ainsi que les dessins qui l'accompagnent, avant la description des phénomènes d'autogamie chez les *Entamœba*. Or nous avons figuré, à côté du noyau en division dans le kyste, des corpuscules chromatiques qui rappellent de très près ceux que l'on attribue aux divisions réductionnelles dans l'*Amœba albida* et l'*Entamœba coli* (Pl. III, fig. 18-19).

Ces corpuscules sont d'autre part analogues aux chromidies de l'*Entamœba tetragena*.

Or ces corpuscules chromatiques, qui apparaissent au moment de l'enkystement dans le cytoplasme de l'*Amœba Gleichenii* et qui disparaissent plus tard, n'ont aucune relation directe avec le noyau et sa division. On devra donc vérifier avec soin les faits annoncés par Hartmann, Nägler, etc., au sujet d'une réduction chromatique chez les Amibes (1).

Nous allons maintenant indiquer le développement des kystes.

Ces kystes sont exactement sphériques ; leur diamètre est de 25 μ.

La membrane est d'abord mince : elle s'épaissit plus tard

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 281-282.

et montre alors des sortes de ponctuations arrondies. A l'intérieur, le cytoplasme, qui au début renfermait des globules réfringents (Pl. III, fig. 19), se montre de plus en plus dense et finement granuleux. Cet état se trouve réalisé au moment où la bipartition du noyau s'achève.

Nous avons noté que les deux noyaux ont leur gros nucléole plus ou moins spongieux : ils sont plus ou moins rapprochés.

D'après ce qui a été décrit chez les *Entamœba*, on pourrait croire que ces deux noyaux sont destinés à copuler.

Il n'en est rien, ainsi que nous avons pu nous en assurer.

Ces kystes à deux noyaux présentent extérieurement à leur membrane une enveloppe gélatineuse à surface lisse ou bosselée ; malgré la présence de cette enveloppe, on réussit encore à voir les quelques ponctuations de la membrane.

Nous avons observé une bipartition de ces kystes qui n'étant pas accompagnée d'une division nucléaire, donne des cellules uninucléées : celles-ci sont le point de départ des nouvelles Amibes (Pl. III, fig. 26).

L'étude de cette espèce offre un grand intérêt : dans les kystes, deux noyaux sont en présence, comme chez l'*Entamœba coli* ; mais ces noyaux ne se fusionnent pas : chaque énergide reprend son individualité. Dans l'*Entamœba coli*, au contraire, ces deux noyaux continuent à se diviser, d'une façon qui n'est pas encore complètement élucidée jusqu'à donner quatre noyaux de gamètes s'unissant par paires (1). L'*Amœba Gleichenii* forme donc un terme de transition entre les espèces dont le kyste est de nature purement végétatif et celles dont le kyste est le siège d'une fécondation.

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292.

2° *Amœba Chattoni* sp. nov. (1).

(Pl. IV, fig. 1-19.)

Cette espèce est apparue en assez grande quantité à l'intérieur du liquide de Knop, renfermant des *Chlorella*, quelques petits Flagellés et une Bactérie ; elle se nourrissait de tous ces organismes, en s'attaquant de préférence à la Bactérie.

Les figures 1 à 9 (Pl. IV) montrent les changements de forme qui se sont produits chez un même individu dans l'espace de six à sept minutes ; on voit que dans cette espèce l'ectoplasme hyalin est abondant ; qu'il s'étale en nappe de laquelle partent des pseudopodes filiformes ; l'endoplasme renferme de nombreuses Bactéries disséminées un peu partout ; dans le cas où l'individu ingère un flagellé ou une petite algue, il se forme autour une vacuole digestive.

La vacuole contractile se forme par la fusion de trois ou quatre plus petites, qui se réunissent d'abord en deux plus grosses, avant d'en former une seule : celle-ci occupe la partie postérieure du corps ; d'une systole à l'autre, il s'écoule trois minutes environ.

Les résidus digestifs, et en particulier les microbes, sont abandonnés à la partie postérieure du corps (Pl. IV, fig. 5).

Le noyau occupe le centre de l'endoplasme : il est formé par un nucléole central entouré d'une zone de nucléoplasme : celle-ci, au moment de la division, est granuleuse (Pl. IV, fig. 10).

Nous n'avons rencontré que le stade tonnelet, mais son aspect ne laisse aucun doute sur l'existence d'une téléomitose normale dans cette espèce ; les chromosomes sont au nombre de 4-6 ; quoiqu'ils se détachent bien, il est difficile de les compter exactement à cause de leur petitesse ; le

(1) Nous dédions cette espèce à M. Chatton, de l'Institut Pasteur.

protoplasma du tonnelet est hyalin ; autour se trouve du cytoplasme alvéolaire (Pl. IV, fig. 11).

L'Amibe a formé de nombreux kystes; le corps s'arrondit; le protoplasma finement granuleux renferme plusieurs vacuoles qui entourent le noyau ; ces vacuoles disparaissent (Pl. IV, fig. 12-14); le kyste est alors complètement sphérique ; la membrane qui l'entoure s'épaissit ; c'est à ce moment qu'on aperçoit dans le protoplasma un grand nombre de sphères chromatiques qui se montrent elles-mêmes avec une structure granuleuse (Pl. IV, fig. 15-17).

Le noyau unique occupe toujours le centre du kyste ; il n'a subi aucune modification.

Il est impossible de trouver dans ces éléments chromatiques transitoires, dans ces chromidies, une relation d'origine ou de parenté avec les noyaux eux-mêmes, ainsi que l'admettent certains savants qui se sont occupés du développement des Amibes.

La zone externe mucilagineuse du kyste est plus ou moins épaisse ; *sa surface est mamelonnée ;* dans les kystes un peu âgés, le protoplasma est finement granuleux dans toutes ses parties (Pl. IV, fig. 16-18).

3° *Amœba paradoxa* sp. nov.

(Pl. IV, fig. 20-30.)

Nous indiquerons ici brièvement sous ce nom les caractères d'une espèce polymorphe qui fait le passage aux plasmodes de Myxomycètes.

Les Amibes ont une grosseur très variable ; la plupart ne possèdent qu'un noyau ; d'autres en ont deux, et quelques-unes en renferment jusqu'à six ou sept. Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles (Pl. IV, fig. 20-25).

Les noyaux ont la structure ordinaire ; ils se divisent par téléomitose ; nous avons rencontré deux stades très

nets, celui de la plaque équatoriale et une phase tonnelet (Pl. IV, fig. 26-27).

Les kystes sont sphériques ; leur diamètre est très variable (Pl. IV, fig. 28-30) ; les uns ne possèdent qu'un noyau ; beaucoup en ont deux ; lorsque ceux-ci sont rapprochés, on pourrait croire à une fusion prochaine : nous ne croyons pas cependant qu'il y ait copulation.

Le protoplasma finement granuleux est entouré par une membrane jaunâtre qui est elle-même parfois recouverte d'une zone mucilagineuse externe.

En somme, il serait bon de reprendre l'étude de cette espèce, à cause des affinités qu'elle semble marquer du côté des Myxomycètes ; c'est simplement à ce titre que nous la signalons ici.

SECTION III

La division du noyau n'a pas été observée.

1° *Amœba viridis* Leidy.

(T. VII, fig. 1-3.)

Nous avons pu examiner plusieurs centaines d'Amibes appartenant à cette espèce : aucune n'était en division.

Cette espèce a de grandes dimensions : sous la forme allongée, la longueur atteint 140 μ et davantage, la largeur étant de 40 à 50 μ : sous la forme arrondie, certains individus avaient un diamètre de 150 μ.

Le cytoplasme, pendant le mouvement, s'étale en une large nappe mince qui s'échancre en lobes de formes variables ; le flot d'endoplasme y glisse rapidement avec ses fines granulations et ses zoochlorelles.

Le nombre des zoochlorelles varie avec les individus : il est facile de mettre en évidence le noyau de ces algues et leur pyrénoïde ; la structure ne diffère en rien de celle que nous avons décrite dans le *Paramœcium bursaria*.

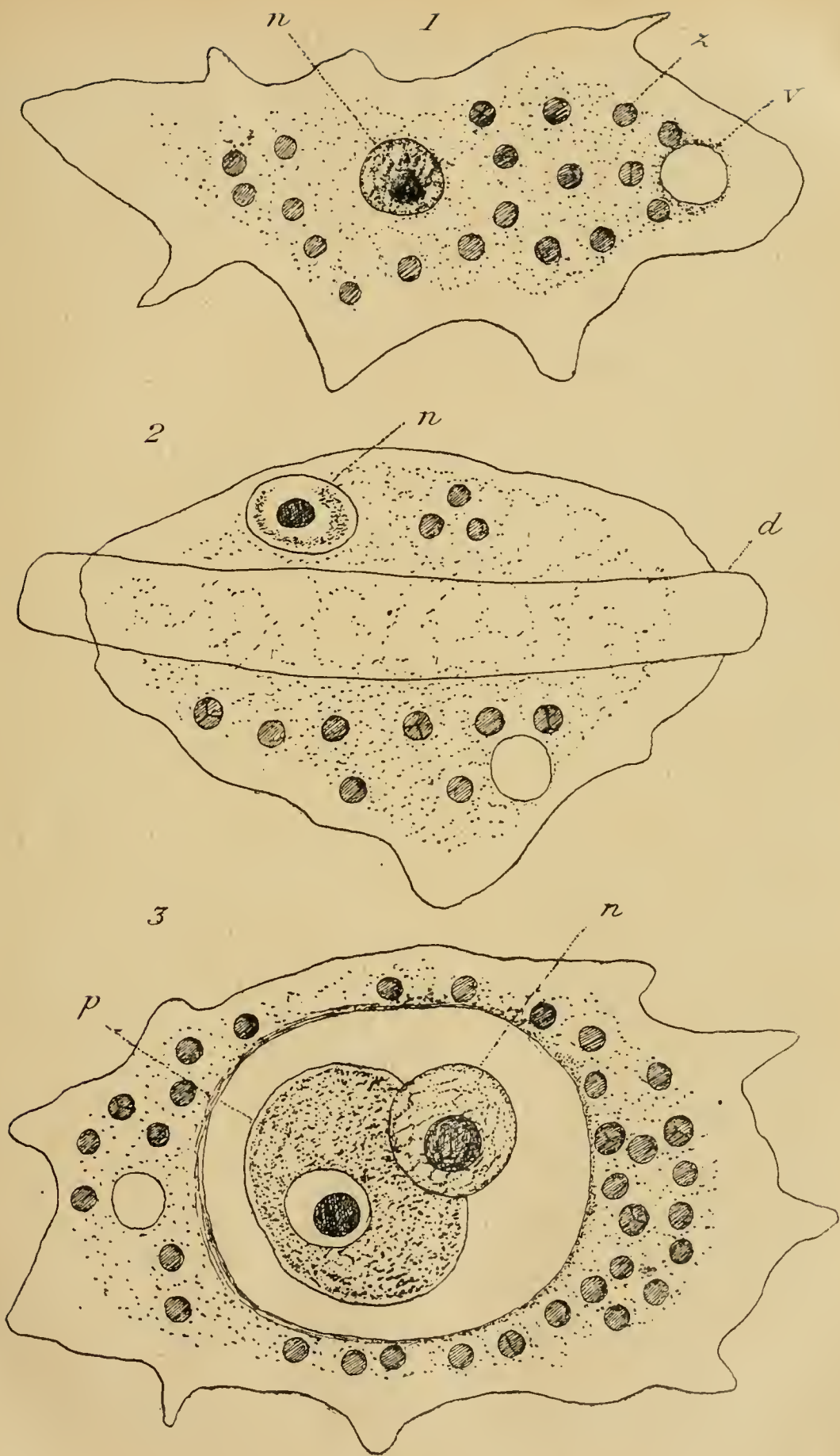
Ces algues sont dispersées sans ordre à l'intérieur du corps et jusqu'au contact immédiat de la surface.

Nous avons assisté à l'expulsion de gros corpuscules au nombre d'une dizaine qui se trouvaient un instant auparavant disséminés au milieu du corps. Ces corpuscules ont été transportés brusquement vers la surface où ils se sont trouvés réunis dans une très grande vacuole ; cette vacuole n'était séparée de l'eau extérieure que par une mince couche de cytoplasme ; à cette couche se trouvait adhérente une zoochlorelle qui proéminait dans la vacuole. Lors de la rupture de la vacuole pour l'expulsion des corpuscules, la zoochlorelle n'a pas été rejetée ; elle est revenue à l'intérieur du corps.

Après fixation à l'alcool absolu et coloration à l'hématoxyline, le corps de l'Amibe semble être limité par une véritable membrane, tant le cytoplasme intérieur est fluide, clair et achromatique.

Chez certains de ces individus fixés, on dirait vraiment que le cytoplasme tout entier est un liquide peu différent de l'eau ; mais chez les autres, on peut faire la distinction entre le cytoplasme légèrement chromatique qui renferme les zoochlorelles et de grandes vacuoles qui se divisent en vacuoles ordinaires et vacuoles nourricières ; celles-ci atteignent parfois de très grandes dimensions, 30 à 40 μ et davantage ; nous avons même rencontré une Amibe qui avait ingéré une conjuguée d'une longueur de 120 μ ; les deux extrémités débordaient de chaque côté le corps de l'Amibe (fig. 2, T).

Nous en avons rencontré une autre qui renfermait dans une très grande vacuole et au centre une sphère de 40 μ de diamètre. Le protoplasma de cette sphère était très dense ; un peu en dehors du centre se trouvait un noyau ayant 14 μ de diamètre ; ce noyau possédait un gros nucléole chromatique entouré par une zone incolore. Nous pensons qu'il s'agissait d'un parasite du protoplasma et non d'un organisme ingéré comme aliment ; ce qui nous confirme encore



T. VII. *Amœba viridis*, fig. 1-3.

dans cette idée, c'est que le noyau de l'Amibe était hypertrophié ; son diamètre atteignait 25 μ, alors que le diamètre ordinaire varie entre 14 et 20 μ. (T. VII, fig. 3).

En l'absence de tout autre stade de développement, il est impossible de classer ce parasite.

Nous savons déjà que Grüber a observé une véritable épidémie chez l'*Amœba viridis* ; mais elle était causée par des Nucléophages, c'est-à-dire par des parasites du noyau (1).

Le noyau de l'*Amœba viridis* possède un gros nucléole chromatique, et l'intervalle assez large compris entre la membrane et le nucléole est rempli par du nucléoplasme granuleux (fig. 1, T), ou irrégulièrement chromatique.

Cette Amibe se nourrit de proies assez grosses, parmi lesquelles nous avons vu des *Chlamydomonas* et le *Trachelomonas volvocina* ; il nous a semblé également reconnaître des débris de conjuguées.

Malgré les centaines d'individus examinés, il nous a été impossible de rencontrer un seul stade de division nucléaire : nous le regrettons d'autant plus que le volume considérable du noyau aurait sans doute permis de voir nettement les diverses phases de la division.

En comparant notre description à celle de Grüber, on voit que nos deux Amibes sont bien identiques ; celle de Grüber provenait d'un envoi de *Sphagnum* venant d'Amérique ; la nôtre s'est montrée dans une récolte de Conjuguées et de Desmidiées faite à Ségrie (Sarthe), dans des tourbières.

Grüber a réussi à cultiver cette Amibe pendant plus de 10 ans dans un petit aquarium renfermant seulement 100 grammes d'eau ; la culture n'a pris fin qu'à la suite d'une épidémie de nucléophages. Dans les premières années, cette Amibe n'ingérait aucun aliment ; plus tard, elle s'est nourrie de petites algues unicellulaires, d'Euglènes, etc. ;

(1) Gruber : *Ueber Amœba viridis* (Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, p. 67-67).

dans nos cultures, cette Amibe s'est montrée au contraire assez vorace.

Il sera intéressant de retrouver le parasite extra-nucléaire dont nous venons de signaler la présence ; on pourra alors peut-être suivre son développement.

SECTION IV

Amibes à mouvements lents du type *Pelomyxa*.

L'espèce que nous allons décrire ici s'est rencontrée dans nos récoltes d'algues en exemplaires peu nombreux ; nous n'aurions pas même songé à l'étudier si nous n'avions remarqué à la surface du corps de singulières productions filamenteuses.

En consultant la bibliographie, nous avons constaté que ces filaments avaient donné lieu à de singulières méprises ; ce sont ces erreurs qu'il s'agit de faire disparaître définitivement, en faisant mieux connaître un groupe de parasites encore très mal étudiés.

Pelomyxa vorax sp. nov.

(Pl. V, fig. 1-5.)

Nous avons eu beaucoup de peine à classer cette Amibe et nous avons longtemps hésité entre le groupe des Amibes voisines de l'*Amœba proteus* et le groupe des *Pelomyxa*. L'*A. proteus* a été souvent décrite, mais il semble bien que les auteurs n'ont pas toujours eu en vue la même espèce.

« Il sera peut-être encore bien longtemps difficile, écrit Penard, de décrire l'*Amœba proteus* d'une manière claire et précise ; fort probablement existe-t-il plusieurs Amibes autonomes, mais présentant les caractères généraux de l'*Amœba proteus* qui les feront encore longtemps prendre les unes pour les autres.

Pour moi, je considérerai ici comme *Amœba proteus* ty-

pique une grande Amibe, très changeante dans sa forme, développant suivant le moment de longs pseudopodes droits ou rameux, ou bien susceptible parfois de prendre la forme *limax* et renfermant toujours un noyau unique volumineux et ovoïde. C'est ce dernier caractère qui peut être considéré comme le plus important : l'*Amœba proteus* type a toujours un noyau ovoïde » (1).

Cette espèce serait l'une des plus communes et l'une des plus grosses. Dimensions, 300 μ et au delà. L'*Amœba villosa* de Wallich se distinguerait de la précédente par des contours plus ou moins claviformes et palmés. Penard lui attribue 200 μ avec un noyau de 36 à 38 μ. Nous trouvons encore tout à côté *Amœba nitida* Penard, espèce à un seul noyau d'un diamètre de 50 μ, et *Amœba nobilis*, qui renferme une soixantaine de noyaux.

Notre espèce a des dimensions sensiblement égales à celles qui viennent d'être données ; sous la forme contractée, nous avons noté 130 μ sur 100 μ ; d'autres individus plus allongés ont une longueur de 230 μ sur 140 μ ; enfin la longueur sous la forme *limax* atteint 300 μ sur une largeur de 60 μ ; le noyau unique a 30 μ environ.

Ce qui nous a déterminé à placer cette espèce parmi les *Pelomyxa*, c'est sa forme peu variable et ses mouvements lents. D'ailleurs, à l'heure actuelle, il n'existe aucun caractère réellement constant pour ce genre *Pelomyxa*.

La description donnée par Greef du *P. palustris* permettait au début de séparer facilement les *Pelomyxa* des *Amœba* ; les individus du premier genre renfermaient de nombreux noyaux, des bâtonnets et des « corps brillants » ; il existait dans le cytoplasme une couche serrée d'alvéoles ; mais depuis, on a reconnu que le nombre des noyaux est variable et que les corps brillants peuvent manquer ainsi que les alvéoles.

(1) Penard : *Faune rhizopodique, loc. cit.*, p. 58.

Penard en est réduit à caractériser les *Pelomyxa* en ces termes : « Amibes à mouvements lents, toujours pourvues de bactéries symbiotiques. » Il est trop évident que la présence de bactéries symbiotiques ne suffit pas à limiter un genre ; on en est réduit provisoirement à considérer comme des *Pelomyxa* les grosses espèces d'Amibes dont la forme change peu et dont le mouvement est lent.

Nous rappellerons que, suivant Penard, le *Pelomyxa paradoxa*, qui a une taille de 100 à 150 μ, se présente sous deux formes, l'une à nombreux noyaux et l'autre à un seul noyau.

Les Amibes de notre espèce ne m'ont jamais présenté qu'un seul noyau très dense, chromatique, sans différenciation nette : tout au plus observe-t-on à la surface une zone étroite moins colorée que le reste.

Le protoplasma est dense et granuleux ; il renferme le plus souvent de très grosses Diatomées en nombre variable : celles-ci touchent par leurs deux extrémités à la surface du corps et produisent même parfois des saillies et des protubérances ; ces Diatomées sont entourées directement par le cytoplasme. En tout cas, nous n'avons pas vu de vacuoles alimentaires.

Cette espèce n'aurait présenté ici qu'un faible intérêt si elle n'avait fourni l'occasion d'établir le parasitisme de certaines formations qui ont donné lieu plusieurs fois à de singulières méprises.

Ainsi Leidy (1) a créé le genre *Ouramœba* pour deux Amibes terminées en arrière par des filaments « flexibles, cylindriques, tubulaires, inarticulés, ressemblant aux fils mycéliaux des champignons, parfaitement passifs, ni rétractiles, ni extensibles ». Plus tard, il envisage l'hypothèse de filaments mycéliens, mais il considère que la solution n'est pas définitive, car ces filaments ne prennent pas naissance

(1) Leidy : *Freshwater Rhizopodes of N. America*, 1879.

aux dépens d'un mycélium renfermé dans le plasma de l'animal.

Korotneff, de son côté, a décrit sous le nom de *Longicauda amœbina* (Pl. XXXV, fig. 3-6) une Amibe caractérisée par la présence de ramuscules dans sa partie caudale (1).

La queue, dit-il, est triple : ses trois parties sont complètement indépendantes et ont la forme des cornes ramifiées d'un œuf. La longueur de la queue est de 0 mm 001, avec une largeur moyenne de chaque branche de 0,002. Les ramuscules de la queue se présentent irrégulièrement courbés, ayant une largeur différente sur les différents points de leur parcours, et se terminant par des extrémités arrondies. Les ramuscules s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. Puis le contenu plasmique intérieur de ces épaississements se sépare et se transforme en de petites masses en forme de cubes qui changent bientôt leur consistance plasmique granuleuse et deviennent fortement réfringentes.

Ce savant rapprochait ces formations des tentacules et des suçoirs ramifiés non rétractiles des Acinétiens.

Penard a revu ces formations dans l'*Amœba nobilis*, qu'il considère maintenant comme la forme à nombreux noyaux de l'*A. nitida* uninucléée : il a cru constater que les filaments sont plongés dans le protoplasma pour 1/2 de leur longueur, avec un petit boyau basal ou une sorte de corne. Le plasma de l'extrémité, fragmenté, simule des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche.

Ce savant se range à l'hypothèse du parasitisme ; il a d'ailleurs rencontré dans le *Pelomyxa tertia* de Grüber de très longs filaments formant la houppe caudale ; ils sont en nombre variable, en général peu considérable, droits, légèrement ondulés et souvent s'entre-croisant. Ce sont des

(1) Korotneff : *Arch. de zool. exp.*, vol. VIII, 1879-1880.

prolongements très fins, des dents ou fibrilles caudales ; ils semblent être comparables à une matière visqueuse qui se serait étirée en fils. La longueur est variable, mais elle peut égaler celle de l'animal tout entier. Il faudrait voir dans ces filaments un caractère spécifique de l'espèce.

Il est certain que parmi les filaments décrits par les auteurs, il y en a de plusieurs sortes.

Une étude monographique devra faire nettement la différence entre les filaments d'aspect variable qui peuvent être produits par les Amibes et ceux qui sont réellement parasites.

Nous allons nous contenter ici de donner la *preuve du parasitisme* de certaines de ces formations à nature douteuse.

Elles s'étaient développées en assez grand nombre sur notre *Pelomyxa* ; nous avons observé plusieurs stades.

Sur l'une des Amibes, les filaments étaient encore jeunes pour la plupart (Pl. V, fig. 4); leur diamètre est de 2 à 3 μ ; ils sont cylindriques, non ramifiés ; les plus courts ne renfermaient encore qu'un noyau unique ; d'autres en possédaient deux : quelques-uns en avaient quatre. Ces noyaux, qui atteignent presque le diamètre des filaments, ont la structure ordinaire du noyau des mycètes ; ils ont un nucléole central, une membrane nucléaire et du nucléoplasme plus ou moins homogène ou granuleux ; le protoplasma montre des vacuoles entre les noyaux.

Ces formations sont, à notre avis, fixées à la surface du corps ; nous n'avons vu à ce niveau ni disque adhésif ni suçoir ; la base du filament plus ou moins rétrécie s'attache directement au corps de l'Amibe. Comme il est assez difficile de comprendre une fixation dans ces conditions, cette question de mode d'attache des filaments devra être revue.

La chose est d'autant plus importante qu'elle servira à déterminer si ces filaments sont réellement parasites à la façon des Chytridinées, ou s'il s'agit de simples commensaux.

Un point se trouve déjà nettement établi, grâce à la présence des noyaux; nous avons affaire à un organisme autonome qui a choisi cet habitat très particulier.

Nous allons maintenant étudier des états plus avancés : sur d'autres Amibes, nous avons rencontré des filaments dans lesquels le nombre des noyaux était de huit (Pl. V, fig. 3); il y avait eu par conséquent trois bipartitions successives; au delà de ce stade, nous avons rencontré un *bourgeonnement*.

La cellule provenant de ce bourgeonnement ne possède au début qu'un noyau. Nous pensons que cette cellule peut se détacher à cet état et constitue une spore qui reproduira l'organisme, mais nous avons vu, dans plusieurs cas, le bourgeon s'allonger, atteindre une longueur de 50 μ et montrer alors distinctement quatre noyaux (Pl. V, fig. 5). L'individu est alors formé de deux articles de longueur sensiblement égale et qui sont réunis par une partie très amincie. Dans ces individus à deux articles, la cellule terminale peut à son tour bourgeonner une spore analogue à celles que l'on rencontre comme premiers stades du développement.

Ces formations sont souvent au nombre de plus d'une douzaine, placées les unes à côté des autres à la partie postérieure des Amibes ; celles-ci n'en continuent pas moins d'ingérer leur nourriture habituelle, c'est-à-dire de grosses Diatomées.

La structure du thalle, la reproduction par bourgeonnement, permettent de classer cet organisme parmi les Champignons ; il est possible qu'ils appartiennent aux Ascomycètes ; il faut attendre de nouvelles recherches avant de préciser davantage.

Nous devons maintenant nous demander si ce parasite des Amibes est identique à ceux qui avaient causé l'erreur de Leidy dans la création de son genre *Ouramœba* et celle de Korotneff pour son genre *Longicauda*.

N'ayant pu consulter le mémoire de Leidy, nous devons nous en tenir pour le premier cas à la description de Penard faite sur l'*Amœba nobilis*. Or, d'après cet auteur, le plasma de l'extrémité des filaments se fragmente, simulant des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche. Que signifient ces partitions du cytoplasme ? S'agit-il de la formation de spores à l'intérieur d'un asque ? Toujours est-il que Penard ne signale pas l'existence d'un bourgeonnement. Si on voulait envisager l'hypothèse de l'identité des deux parasites — ce qui est improbable — il faudrait admettre que nous avons décrit le stade de multiplication asexuelle, alors que Penard aurait vu le stade ascosporé.

Les figures de Korotneff sont plus faciles à interpréter. « Les ramuscules s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. » Le parasite est bien une Mucédinée ; elle diffère de la nôtre par sa ramification rappelant la forme des cornes d'un cerf ; les grains de chapelet ne sont autre chose que des spores. Là également, il existe une différence profonde dans la fructification de nos deux espèces.

Leidy avait décrit sur une seconde Amibe, désignée par lui sous le nom d'*Ouramœba botulicauda*, des filaments que Penard a retrouvés sur l'*Amœba proteus* : selon ce dernier auteur, l'organisme appartiendrait à un cryptogame différent.

En résumé, nous pouvons affirmer maintenant que les formations filamenteuses rencontrées par divers auteurs sur les Amibes sont au moins pour une grande partie des Mucédinées.

Nous donnons à celle que nous avons étudiée sur le *Pelomyxa* le nom d'*Amœbophilus Penardi* ; provisoirement, afin d'éviter la création d'autres noms de genre, on pourra désigner celle de Korotneff sous le nom d'*Amœbophilus Korotneffii* sp. nov. ; la troisième espèce décrite par Pénard à la suite de Leidy sera l'*Amœbophilus caudatus*.

2e PARTIE

LES RHIZOPODES

Sans vouloir préjuger ici quels sont, parmi les organismes actuellement connus, ceux qui occupent les degrés les plus inférieurs de l'échelle des êtres, nous pouvons dire cependant que le groupe des Amibes qui vient d'être étudié doit être placé parmi ceux-là.

Si donc on considère le type Amibe comme un centre d'évolution, on peut faire rayonner autour de lui un certain nombre de lignées phylogénétiques qui sont loin d'avoir la même importance ; les unes s'arrêtent presque immédiatement ; les autres continuent un peu plus loin ; quelques-unes enfin peuvent être suivies sans trop d'interruption jusqu'aux êtres supérieurs. Occupons-nous tout d'abord des premières.

I. — Labyrinthuleæ.

Zopf place les *Labyrinthuleæ* à côté des *Acrasieæ* dans son groupe qui se trouve ainsi constitué :

Sorophoreen	I. *Acrasieæ*	Guttulinaceæ.
		Dictyosteliaceæ.
	II. *Labyrinthuleæ*	Labyrinthula.
		Diplophrys.

Il n'est pas douteux que les Acrasiées se relient au groupe des Amibes. Nous avons fait connaître autrefois un genre qui établit le passage (1). Le *Sappinia pedata*, à un certain moment, se présente sous la forme d'Amibes de grande taille que rien ne permet de différencier des espèces comprises

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (le Botaniste, 5e série, 1896).

dans le genre *Amœba ;* ce n'est que par l'ensemble de son développement, et surtout par les ressemblances qu'il présente avec les *Copromyxa,* que l'on est autorisé à le ranger parmi les Acrasiées.

Mais si, à la rigueur, pour la commodité de la classification, on peut réunir, comme le fait Zopf. les *Labyrinthuleæ* aux *Acrasieæ* dans un même groupe, il paraît certain que les deux familles ont des points de contact différents avec les Amibes : ils ne font pas partie de la même série évolutive.

Les Labyrinthulées sont des colonies d'Amibes dans lesquelles chaque cellule conserve une grande indépendance et s'enkyste individuellement ; on peut même dire qu'il n'existe pas de *véritables sores au sens précis du mot.*

Labyrinthula Zopfii sp. nov.

(Pl. VI, fig. 1-11.)

Le genre *Labyrinthula* a été créé par Cienkowski ; il comprend actuellement trois espèces dont deux sont marines : *L. vitellina* et *L. macrocystis.* La troisième espèce est le *L. Cienkowskii* qui vit dans l'eau douce en parasite sur les Vaucheries (1).

L'organisme que nous allons décrire ici est également une espèce d'eau douce; voici dans quelles conditions nous l'avons rencontrée.

Nous avions ensemencé un tube à essai contenant du liquide de Knop avec un *Chlamydomonas :* cette algue s'était développée à la surface du milieu nutritif et le long des parois du tube en formant une sorte de pellicule ou de voile ; celui-ci était constitué par des colonies palmelloïdes d'aspect analogue à un *Glœocystis :* les cellules de grosseur très variable étaient isolées dans une enveloppe gélatineuse ou réunies par deux, quatre, huit ou seize dans une enveloppe

(1) Zopf : *Zur Kenntniss der Labyrinthulen* (Beitr. z. Physiol. und Morph. niederer organismen, 1892).

commune, avec des enveloppes secondaires à stries concentriques. Lorsque ces cellules se transforment en zoospores, on en trouve naturellement de toutes dimensions : le chromatophore est en cloche ; le point oculiforme est placé assez bas ; chaque zoospore porte deux flagellums. En somme, il s'agit d'un *Chlamydomonas* du type *pulvisculus*, sans qu'on puisse le déterminer plus exactement en l'absence d'une copulation de gamètes (Pl. VI, fig. 10, 12).

C'est dans cette culture que nous avons rencontré les colonies du *Labyrinthula* ; nous ignorons si ce parasite est spécial aux *Chlamydomonas* ou s'il vit indifféremment aux dépens d'organismes divers. Les essais de contamination que nous avons tentés, en introduisant les spores et les colonies du *Labyrinthula* au milieu de cultures renfermant différentes algues, ne m'ont donné aucun résultat ; mais il faudrait répéter ces expériences en les variant, avant de conclure.

Les espèces de *Labyrinthula* sont considérées comme excessivement rares ; elles ne semblent guère avoir été vues que par ceux qui les ont découvertes.

Nous pouvons à ce sujet faire remarquer qu'il y a sans doute pour ces espèces une sorte de localisation d'habitat. Depuis plus de vingt ans, nous avons examiné très fréquemment soit à Caen, soit à Poitiers, de nombreuses espèces de *Chlamydomonas* et d'algues voisines ; nous avons noté soigneusement tous les parasites qui les attaquaient. Or nous n'étions pas à Paris depuis six mois que nous rencontrions dans nos cultures des êtres tout à fait nouveaux pour nous, et en particulier ce *Labyrinthula*.

Il faut d'ailleurs une certaine attention pour ne pas le confondre avec une petite Amibe et pour observer les colonies caractéristiques.

Si nous considérons le *Labyrinthula Cienkowskii* décrit par Zopf, nous voyons que les Amibes ont la forme d'un fuseau ; elles ne se déforment que pour s'allonger ou se

raccourcir ; chaque pôle se prolonge par un fil très fin et qui va s'unir au pôle d'une autre Amibe ; ces fils représentent des pseudopodes qui parfois aussi se développent sur les côtés de l'Amibe pour donner de nouvelles mailles en s'anastomosant. Les Amibes se déplacent sur le réseau, et Cienkowski considérait les fils comme une sécrétion gélatineuse destinée à guider les cellules dans leur marche ; mais Zopf a montré qu'il s'agissait de véritables pseudopodes.

Dans notre espèce, les Amibes sont moins régulièrement bipolaires ; elles ont fréquemment un contour étoilé ; les pseudopodes partant de chaque cellule sont en nombre variable (Pl. VI, fig. 1) ; on en trouve trois, quatre ou davantage ; ce ne sont point des fils raides, mais bien des prolongements du protoplasma de l'Amibe, qui s'allongent, rentrent dans le corps, se forment à une autre place, grossissent ou s'étirent en s'anastomosant de façon variable avec les pseudopodes voisins. Le corps de chaque Amibe se modifie aussi constamment, et nous avons dessiné les aspects successifs d'une colonie au cours d'une observation d'un quart d'heure environ ; on y remarque des changements lents dans la position des pseudopodes et dans le contour de chaque Amibe (Pl. VI, fig. 1-4). Assez souvent, nous avons vu se former le long d'un pseudopode principal des sortes de prolongements en lobes capités qui ne paraissent pas avoir de signification spéciale.

L'aspect des colonies, leur parasitisme sur des *Chlamydomonas* nous semblent justifier la création d'une espèce nouvelle, à laquelle nous désirons attacher le nom de Zopf.

Nous allons maintenant passer en revue la structure des cellules, le mode de nutrition des colonies et la reproduction.

La structure de chaque cellule est celle d'une Amibe à protoplasma réfringent, granuleux par place ; on y voit nettement une petite vacuole contractile qui apparaît et

disparaît deux ou trois fois par minute. Après fixation et coloration, on distingue dans chaque Amibe un noyau très petit, mais dans lequel on remarque cependant une membrane nucléaire et un nucléole.

Le mode de nutrition est plus difficile à déterminer. Zopf, qui a observé la pénétration des Amibes du *L. Cienkowskii* à l'intérieur des Vaucheries et la présence des plasmodes, soit dans les filaments, soit dans les oogones et les anthéridies, ne se prononce pas ; il ignore si les corpuscules chlorophylliens sont ingérés par les Amibes ; il a toujours vu celles-ci complètement incolores.

En résumant ce que l'on sait de la nutrition de ces êtres, Delage s'exprime de la manière suivante. La nourriture est capturée par les pseudopodes. Les Amibes pénètrent dans l'intérieur d'algues inférieures (Diatomées, Spirogyres) et les vident lentement. Peu à peu on voit les petites parcelles capturées rouler lentement le long des pseudopodes, entraînées sans doute par quelque courant protoplasmique invisible et arriver aux Amibes qui sans doute les retiennent (1).

La vérité, c'est qu'on ignore comment se fait la nutrition ; aussi avons-nous essayé d'arriver à des renseignements plus précis en ce qui concerne notre espèce.

Les Amibes, comme celles du *L. Cienkowskii*, sont capables de pénétrer au travers des membranes de l'hôte ; ici, elles franchissent l'enveloppe des colonies palmelloïdes de l'algue et perforent ensuite la membrane propre de chaque cellule ; on les trouve soit à l'intérieur des cellules, soit au contact ; elles incorporent les *granules chlorophylliens* dans leur protoplasma ; nous avons constaté la présence de ces granules non seulement dans les Amibes qui se trouvaient à l'intérieur des colonies palmelloïdes, mais également dans celles qui se trouvaient à l'extérieur (Pl. VI, fig. 1-10).

(1) Y. Delage : *La Cellule et les Protozoaires*, p. 80-81.

La nutrition des *Labyrinthula* comprend donc comme chez les Amibes ordinaires l'*introduction* à l'intérieur du corps de particules alimentaires solides ; nous avons même remarqué une fois une Amibe de la colonie qui montrait dans son protoplasma une cellule de *Chlorella vulgaris* qu'elle avait englobée tout entière (Pl. VI, fig. 8). Ce fait, si exceptionnel qu'il soit, semble montrer que le *Labyrinthula Zopfii* peut faire sa nourriture de plusieurs algues différentes.

La multiplication des Amibes se fait par simple bipartition, comme chez les autres espèces ; à ce moment le corps montre plus nettement la forme en fuseau (Pl. VI, fig. 9).

L'enkystement a lieu comme dans le *L. Cienkowskii* : chaque Amibe rentre ses pseudopodes, s'arrondit et s'entoure d'une membrane résistante ; le protoplasma est réfringent, presque homogène ; au centre, se trouve le petit noyau nucléole (Pl. VI, fig. 11).

Nous terminerons cette description par une simple remarque sur le mouvement des Amibes dans chaque colonie.

On admet que les Amibes, pour se déplacer, contractent et rentrent le pseudopode situé du côté où elles vont, allongent au contraire celui du côté où elles viennent ; Cienkowski, lui, pensait que les Amibes glissaient sur le réseau des fils ; il est vrai qu'il considérait ceux-ci comme étant le résultat d'une sécrétion gélatineuse.

Nous avons distingué deux sortes de mouvement ; dans l'un, c'est le corps même de l'Amibe qui s'allonge dans le sens du mouvement, mais nous avons aussi observé le glissement ; il est assez rapide. Il semble bien réellement que le corps se déplace le long du pseudopode sans que celui-ci s'allonge ou se contracte ; s'il en était autrement, nous aurions vu le pseudopode changer de diamètre soit en avant, soit en arrière, tandis qu'il ne fournissait, semble-t-il, qu'un point d'appui.

Le *Labyrinthula Zopfii* est très sensible aux phénomènes d'asphyxie ; lorsqu'on le conserve sous la lamelle, on voit les Amibes retirer leurs pseudopodes ; elles s'arrondissent

plus ou moins, se séparent les unes des autres, bourgeonnent irrégulièrement et, finalement, se séparent ; la vacuole contractile continue à fonctionner très longtemps. Il est probable que ce sont des conditions analogues qui amènent l'enkystement.

Avant de rencontrer cette espèce, nous avions dans des cultures de Bactéries ferrugineuses remarqué, après la fixation, un organisme formé par des colonies d'Amibes ; celles-ci entouraient la gaine des filaments de la Bactérie ; chaque Amibe possédait un noyau nucléole très petit. Cet organisme appartient évidemment au genre *Labyrinthula*, mais nous n'avons jamais réussi à l'observer vivant. Dans ces conditions, nous nous bornons à signaler sa présence et son habitat, laissant à d'autres observateurs le soin de vérifier s'il s'agit d'une espèce nouvelle (fig. 13-15).

Il y aurait intérêt également à mieux connaître le *Vampyrellidium vagans Zopf*, qui se nourrit aux dépens des Oscillariées.

II. — Arachnuleæ

On pourrait réunir sous ce nom, au moins provisoirement, tous ces genres d'Amœbiens réticulés que l'on considérait autrefois comme des Monères et qui font partie des *Reticulosa*, ordre I des *Nuda* de Rhumbler (1).

Ce sont les genres *Protogenes*, *Biomyxa*, *Arachnula*, *Pontomyxa*, *Protomyxa*, *Rhizoplasma*, *Dictiomyxa*, *Myxodictyum*.

Pris dans leur ensemble, ce sont des êtres intermédiaires entre les Amibes ordinaires et les Myxomycètes.

L'existence de noyaux n'a guère été signalée jusqu'ici que dans les *Pontomyxa* étudiés par Topsent, mais on ignore le mode de division.

Les véritables affinités des genres précédents ne pourront

(1) L. Rhumbler : *Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 181).

être établies que lorsqu'on connaîtra mieux le développement et la structure de l'appareil nucléaire.

Le point de contact avec les Amibes est indiqué sans doute par des espèces analogues à l'*Amœba dumetosa* Penard, dans laquelle le corps s'efface parfois complètement, ne laissant voir que des bras dont quelques-uns s'anastomosent : les anastomoses ne sont pas de longue durée ; l'animal change continuellement de forme et présente d'une minute à l'autre les contours les plus divers (1).

L'union avec les Myxomycètes inférieurs se fera sans doute, d'autre part, avec des espèces analogues au *Gymnophrydium hyalinum* que nous avons décrit autrefois (2) : cette espèce vit au milieu des Oscillaires.

Cienkowski considérait les formes analogues comme de véritables plasmodes de Myxomycètes ; il en avait figuré une en particulier qui vit au milieu des *Tetraspora* (3) ; nous en avons fait autrefois une seconde espèce du genre *Gymnophrydium* sous le nom de *G. Cienkowskii* (4).

Nous avons revu un organisme analogue aux précédents : bien que l'espèce se nourrisse de Bactéries, nous ne la séparerons pas du *G. hyalinum*.

Gymnophrydium hyalinum Dang.

(Pl. VII, fig. 1 4).

Nous avons rencontré cette espèce deux fois dans nos nouvelles cultures : la première fois, elle se trouvait dans notre ancien laboratoire de Poitiers, au milieu de Flagellés et de divers Rhizopodes ; la seconde fois, elle s'est développée

(1) Penard : *Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 393).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux* (le Botaniste, 2e série, p. 246).

(3) Cienkowski : *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen* (Archiv. f. mikr. Anat., XII).

(4) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 248.

à Ségrie, dans une soucoupe où nous conservions des Desmidiées.

Cette espèce doit passer souvent inaperçue : il nous a fallu un examen attentif pour reconnaître sa nature.

Les trabécules de protaplasma qui limitent le réseau sont cylindriques et d'un diamètre régulier (Pl. VII, fig. 1) ; on les confondrait facilement, malgré l'absence de membrane, avec des filaments mycéliens, tellement leur forme se modifie peu et lentement. Le protoplasma est hyalin, et presque entièrement dépourvu de granulations ; on observe de place en place des vacuoles.

Le réseau formé par ces cordons cylindriques s'étendait suivant une large surface : de place en place, les branches se dichotomisaient pour entourer des colonies de microbes ; les terminaisons sont plus ou moins étalées en pinceau formé par des lobes irrégulièrement divisés.

D'après la façon dont ces branches entouraient les colonies de microbes, on peut être certain que l'espèce s'en nourrit ; mais nous n'avons jamais observé la pénétration des parcelles alimentaires à l'intérieur du protoplasma qui forme les mailles du réseau.

L'observation n'a pu être poussée très loin, car chaque fois, nous n'avons disposé que d'un seul individu.

Nous ne pouvions dans ces conditions songer à étudier le développement de cet organisme : tout au plus devions-nous espérer obtenir quelques détails sur sa structure.

Lorsqu'on observe sur le vivant le protoplasma du réseau, il semble qu'on ait affaire à une Monère ; mais l'existence des Monères est bien problématique et il serait imprudent ici comme ailleurs de se fier aux apparences.

La première fois, nous avons fixé notre unique échantillon sur la lamelle au moyen d'alcool absolu ; la coloration a été obtenue au moyen du picro-carmin ; dans ces conditions, les noyaux se voient bien : ils sont relativement gros, puisque leur diamètre atteint celui des cordons protoplas-

miques ; leur contour est ordinairement elliptique ; ils sont plus ou moins éloignés les uns des antres (Pl. VII, fig. 1).

Avec le picro-carmin, aucune différenciation intérieure n'était visible ; les noyaux paraissaient dépourvus de nucléole, avec un nucléoplasme dense, chromatique et sensiblement homogène ; c'est la grande sensibilité du nucléoplasme vis-à-vis du carmin qui masque le nucléole.

Avec l'hématoxyline, nous avons réussi à mettre en évidence, sur notre second échantillon, le nucléole des noyaux ; ceux-ci possèdent donc la structure ordinaire (Pl. VII, fig. 3-4).

III. — Thecamœbideæ

Le type des Thécamœbiens peut, d'après Delage, se définir de la manière suivante :

« Le corps mou de l'animal ne diffère de celui de l'Amibe qu'en deux points : 1° étant suffisamment protégé par la capsule, il n'a pas besoin de différencier à sa surface une couche protectrice ; aussi ne montre-t-il pas d'ectoplasme ; 2° dans tous les points où il est en contact avec la capsule, il ne peut ni émettre de pseudopodes ni capturer d'aliments ; aussi ces deux fonctions se limitent-elles à la région qui est en face de l'ouverture de la capsule. Cette capsule est une mince enveloppe formée de chitine ou d'une substance analogue, sécrétée par la surface du cytoplasme. Elle est continue en ce sens qu'elle n'a pas de pores microscopiques, et est munie d'une simple large ouverture appelée bouche, par où sort une partie du corps qui émet des pseudopodes.

L'animal rampe sur la bouche de sa capsule. Il peut, à l'occasion, se retirer complètement à son intérieur. Il arrive aussi quelquefois, mais très exceptionnellement, qu'il peut en sortir. Il ne lui est donc lié par aucun lien organique. Mais normalement, il ne la quitte point. Elle s'accroît avec lui par intussusception et il la conserve jusqu'à la mort. Pour se reproduire, il se retire à l'intérieur, se divise et l'un

des individus-filles garde l'ancienne capsule, tandis que l'autre en sort et s'en sécrète une nouvelle (1).

Comme dans toutes les descriptions où l'on veut schématiser, celle-ci renferme une part de vérité et d'erreur : on aura dailleurs une idée de toutes les inexactitudes accumulées par divers observateurs sur quelques genres de ce groupe lorsqu'on aura pris connaissance de nos recherches sur les deux genres *Cochliopodium* et *Arcella*.

Genre Cochliopodium.

Le genre *Cochliopodium* est placé ordinairement parmi les Thécamœbiens : c'est une des formes les plus simples. L'enveloppe présente des caractères variables suivant les espèces ; c'est une sorte de pellicule souple et mince qui suit le corps dans toutes ses déformations ; cette sorte de cuticule est parfois réticulée en une fine dentelle (*C. spumosum*), durcie en une peau pénétrée de petits grains amorphes (*C. ambiguum*) ou montre des lignes régulières de granulations (*C. bilimbosum*). Cette enveloppe peut être considérée comme chitineuse dans le *C. spumosum* où, d'après Penard, elle ne se dissout que lentement dans l'acide sulfurique ; mais chez d'autres espèces, elle est de nature protoplasmique. La manière dont les pseudopodes sortent de l'enveloppe semble également présenter des différences notables chez les diverses espèces, et l'on est loin d'être fixé définitivement à ce sujet. On admet en général qu'il existe une sorte de large bouche comme chez les Arcelles ; c'est par là que les pseudopodes se montrent au dehors ; mais on a vu également les pseudopodes perforer, pour ainsi dire la membrane, pour s'ouvrir un passage : ils sont dans ce cas souvent entourés plus ou moins loin par la membrane qui leur sert de gaine ou d'étui.

(1) Yves Delage et Hérouard : *Loc. cit.*, p. 101-102.

On connaît très peu de choses sur le développement de ces êtres : aussi avons-nous profité d'une occasion favorable pour essayer d'étudier une espèce en détail avec les ressources que nous offre la méthode des cultures et celles de la technique histologique.

1° *Cochliopodium bilimbosum* Auerbach

(Pl. VIII, fig. 1-31.)

Nous rapportons à cette espèce une forme que nous avons obtenue en grande abondance dans les conditions suivantes: un flacon d'agar-agar nutritif avait été ensemencé avec le *Chlorella vulgaris* qui s'y était admirablement développé ; cette masse d'agar-agar ayant été ensuite transportée, avec les algues qu'elle contenait, dans de l'eau ordinaire, nous avons eu au bout de quelque temps une culture florissante de notre Amibe. Elle se trouvait seule avec des Bactéries et le *Chlorella vulgaris* dont elle faisait sa nourriture.

Il faut beaucoup d'attention pour distinguer cette espèce des Amibes ordinaires, et j'ai dû la rencontrer souvent mélangée à d'autres, sans me douter qu'il s'agissait d'un *Cochliopodium*.

Dans cette dernière culture en milieu nutritif, l'observation était plus facile, et je n'ai pas tardé à constater les principaux caractères du genre.

Les Amibes ont des mouvements lents : le corps est en général hémisphérique, mais il est susceptible de déformations assez étendues. A la base de l'hémisphère, se trouve une couche plus ou moins épaisse de protoplasma hyalin réfringent qui se prolonge en pseudopodes ordinairement peu nombreux : ce sont des sortes de digitations, des lobes, ou bien des prolongements en pointe. La membrane est tellement mince qu'on soupçonne à peine son existence sur le vivant : elle recouvre tout l'hémisphère au contact direct du protoplasma (Pl. VIII, fig. 1-5). Mais si on fait agir sur l'a-

nimal l'iode ou l'acide acétique, la membrane se sépare nettement du cytoplasme, et on peut alors distinguer à sa surface des ponctuations très fines disposées en ligne (Pl. VIII, fig. 19).

Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles : les unes sont des vacuoles ordinaires et les autres des vacuoles contractiles (Pl. VIII, fig. 18).

La nutrition se fait comme chez les autres Amibes par absorption à l'intérieur du corps de Bactéries et d'Algues ; nous avons remarqué plusieurs fois des *Chlorella* plus ou moins digérés au milieu du corps (Pl. VIII, fig. 17), mais les Bactéries formaient le fond de la nourriture.

Tous les individus sans exception renferment, en quantité plus ou moins grande, des corpuscules brillants dont nous ignorons la nature exacte et le rôle ; ils sont disséminés irrégulièrement dans le cytoplasme ; les plus gros laissent voir une structure cristalline qui est celle d'un rhomboèdre; les plus petits sont en bâtonnets ou en corpuscules mal définis. Sous l'action de l'acide acétique, ces formations disparaissent lentement en perdant peu à peu la netteté de leurs contours : ce sont probablement des cristalloïdes de nature protéique ; nous allons les retrouver dans les kystes (Pl. VIII, fig. 1-5.)

Lorsqu'on examine les Amibes après fixation et coloration, on aperçoit très nettement la structure vacuolaire ou alvéolaire du cytoplasme ; la membrane est également très nette sous forme d'une pellicule constituée par un protoplasme dense, homogène, coloré en rouge pâle par l'hématoxyline, et présentant tous les caractères de la substance qui constitue le fuseau chromatique.

On a bien signalé l'existence d'un noyau chez plusieurs espèces de *Cochliopodium* ; mais on ne sait rien de précis sur leur structure et on ignore leur mode de division.

Les individus sont, en général, uninucléés et le noyau occupe alors une position centrale ; mais si on examine un

grand nombre d'Amibes, on finit par en rencontrer beaucoup qui possèdent deux noyaux : la proportion est d'ailleurs variable avec les cultures ; nous avons trouvé en très petit nombre, il est vrai, des échantillons qui montraient trois noyaux dans le protoplasma (Pl. VIII, fig. 6-10).

La structure du noyau est la suivante : au centre, se trouve un gros nucléole chromatique et un large intervalle incolore s'étend entre ce nucléole et la membrane nucléaire.

Le nucléole devient plus ou moins spongieux, ou bien il se creuse en son centre et devient annulaire ; parfois il se fragmente.

De toute façon, à la prophase, ce nucléole disparaît progressivement, alors que des granules chromatiques apparaissent de plus en plus nettement dans le nucléoplasme (Pl. VIII, fig. 6, 7, 9) ; ces granulations ne sont autre chose que les futurs chromosomes.

La division est une téléomitose ; le noyau prend un contour elliptique pour fournir le fuseau achromatique (Pl. VIII, fig. 11-12) ; il semble que la substance de ce dernier résulte du mélange de la substance nucléolaire avec le nucléoplasme achromatique : il en résulte pour ce fuseau une structure dense et légèrement fibrillaire ; ce fuseau se termine à ses deux pôles par des extrémités obtuses qui sont en contact direct avec le cytoplasma finement alvéolaire de l'Amibe, sans qu'il y ait trace de centrosome ou d'aster.

Les chromosomes se placent à l'équateur du fuseau ; ils sont très petits, mais très distincts ; on en compte huit ou dix de profil ; le nombre total est approximativement de 22 à 24 (Pl. VIII, fig. 11-12).

A la métaphase, on voit les deux plans chromatiques contenant les chromosomes s'éloigner l'un de l'autre ; lorsqu'ils sont arrivés à une certaine distance, le fuseau se sépare en son milieu, qui se trouve envahi par le cytoplasme alvéolaire ; la substance achromatique continue d'entourer les deux plans de chromosomes (Pl. VIII, fig. 13-15).

Finalement une membrane nucléaire se forme autour de chaque groupe : la substance nucléolaire se condense à nouveau et les chromosomes, au moins en apparence, perdent peu à peu de leur individualité. Chaque noyau est revenu à sa structure normale.

Aucun étirement du corps de l'Amibe n'accompagnait la division nucléaire, et nous ignorons à quel moment se produit la bipartition.

J'ai pu observer la période d'enkystement dans cette espèce.

Le mouvement cesse peu à peu : à la surface du corps se voit une couche épaisse d'aspect gélatineux avec stries concentriques (Pl. VIII, fig. 21-23). Lorsque le kyste est complètement formé, on distingue à son intérieur un protoplasma incolore renfermant une quantité plus ou moins grande de ces granules brillants que nous avons déjà rencontrés dans les Amibes ; le noyau se voit nettement soit au centre de la sphère, soit sur le côté. La membrane du kyste peut être subdivisée en une exospore faiblement jaunâtre à stries concentriques et une endospore incolore ; la surface de l'exospore présente de petites granulations, analogues à celles qui recouvrent la membrane de l'Amibe. Cette enveloppe du kyste, traitée par l'iodure de potassium, montre une légère teinte acajou.

Comme la période d'enkystement est en même temps pour certains Amœbiens une période d'autogamie, il y avait intérêt à se rendre compte de la façon dont se comportaient les noyaux. La chose était d'autant plus nécessaire que l'espèce avait fourni dans nos cultures de nombreux individus à deux noyaux.

Nous croyons pouvoir affirmer qu'aucune fusion nucléaire n'accompagne l'enkystement : les individus s'enkystent avec le nombre de noyaux qu'ils possèdent, c'est-à-dire avec un ou plus rarement deux éléments nucléaires (Pl. VIII, fig. 24-27) ; le nucléole est spongieux, fibrillaire ou granuleux.

La germination de ces kystes n'a pu être suivie : lorsque le kyste est âgé, le cytoplasme subit un retrait et abandonne dans l'intervalle de la gélatine à stries concentriques (Pl. VIII, fig. 28-29).

Un parasite que nous avons identifié avec le *Nuclearia delicatula* s'est attaqué à ces kystes en même temps qu'il détruisait certaines algues vertes de la même culture (Pl. VIII, fig. 30-31).

Le fait est intéressant à citer, parce qu'il explique de nombreuses confusions faites par les auteurs dans l'étude des organismes inférieurs.

On reconnaîtra dans le mode de division nucléaire qui vient d'être décrit tous les caractères d'une téléomitose ordinaire.

2° *Arcella vulgaris* Ehrb.

(Pl. IX-XIII.)

Nos recherches sur l'*Arcella vulgaris* remontent à l'année 1903 : nous avons publié à cette époque une note préliminaire dans laquelle nous résumions les principaux résultats obtenus. Il nous paraît utile de remettre le contenu de cette note sous les yeux du lecteur : il se rendra ainsi mieux compte de la contribution personnelle que nous avons apportée à la connaissance de cet intéressant organisme.

« Nous avons signalé, il y a quelque temps, l'existence d'un Flagellé double possédant deux énergides d'origine différente; nous proposions de désigner sous le nom de Diplozoaires les animaux qui présenteraient cette particularité (1) ; ce groupement, il est à peine besoin de le dire, est d'ordre biologique et non phylétique. Aux deux exemples déjà connus, nous pouvons aujourd'hui en ajouter un

(1) P.-A Dangeard : *L'organisation du Trepomomas agilis* (Comptes rendus, t. CXXXV, n° 26, p. 1366).

troisième, celui de l'*Arcella vulgaris*, qui, comme son nom l'indique, est une espèce des plus communes.

« Les traités généraux qui s'occupent de l'étude de cette espèce mentionnent la présence d'un nombre variable de noyaux dans le protoplasme ; ainsi Butschli (1) parle d'une grande quantité d'éléments nucléaires et Y. Delage (2) admet que ce nombre oscille entre quatre et trente-deux. En présence des résultats différents que nous avons obtenus, il n'est pas inutile de noter que nos cultures ont duré trois mois environ ; plusieurs milliers d'individus ont été examinés en préparations durables : nos conclusions semblent donc pouvoir être considérées comme ayant un caractère général.

« L'*Arcella vulgaris* a la forme d'un verre de montre ou, plus exactement, d'un béret dont les bords repliés en dedans limitent une ouverture circulaire par laquelle sort un gros pseudopode ramifié ; dans la cavité générale, remplie de cytoplasme, se trouvent deux très gros noyaux ; ils sont ordinairement situés, dans la gouttière circulaire, aux deux extrémités d'un même diamètre ; dans certaines cultures, tous les individus, sans exception, possèdent cette organisation ; dans d'autres cultures, on rencontre parfois des cellules ayant trois, quatre, ou même six noyaux ; mais il est bon de remarquer que la proportion de ces cas anormaux était inférieure à 1 pour 100 ; ces modifications sont, à n'en pas douter, du même genre que celles qui sont fréquentes dans les cellules des tissus âgés ; mais elles ne peuvent entrer en ligne de compte dans la considération d'une structure normale.

« L'*Arcella vulgaris* se multiplie par une sorte de bourgeonnement ; une partie du cytoplasme sort par l'ouverture circulaire, s'arrondit et forme bientôt une cellule-fille symé-

(1) Butschli : *Protozoa*, 183.
(2) Y. Delage : *La cellule et les Protozoaires*, p. 103.

trique de la cellule-mère, avec des dimensions beaucoup plus faibles.

« Lorsqu'un individu se dispose à la division, ses deux noyaux sont au stade de la prophase ; à l'état de repos, ils sont constitués par une membrane nucléaire, un très gros nucléole central et du nucléoplasme réticulé ; à la prophase, le nucléole a perdu ses limites, comme s'il se dissolvait peu à peu, et sa substance s'est accumulée aux pôles en deux calottes achromatiques hémisphériques ; elles sont réunies par un fuseau achromatique à stries nombreuses ; on distingue dans le plan équatorial des granulations chromatiques assez nombreuses qui représentent les chromosomes. L'existence des deux calottes polaires donne l'impression d'un stade tonnelet ; cette apparence a trompé Gruber, qui n'a pas vu les chromosomes. Lorsque la séparation de ceux-ci est effectuée, le noyau, qui avait conservé sa forme jusque-là, commence à s'allonger en tonnelet, et bientôt les chromosomes cessent d'être visibles.

« A ce moment, la cellule-fille est déjà recouverte d'une membrane : elle reste en communication avec la cellule-mère par un gros cordon de protoplasme : c'est dans ce cordon que s'engagent simultanément les extrémités polaires des deux fuseaux ; ceux-ci ont pris la forme d'haltères ; la rupture se fait au milieu et les nouveaux noyaux se reconstituent.

« Il résulte de cette description que les noyaux de l'*Arcella vulgaris* se comportent comme ceux du *Trepomonas* et des Urédinées : les noyaux d'une même cellule appartiennent à deux lignées parallèles indépendantes. L'avenir nous dira si cette constitution si intéressante aura, comme chez les champignons basidiomycètes, sa répercussion sur le mode de reproduction sexuelle (1.) »

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Diplozoaires* (Comptes rendus Acad. sc., n° 12, t. CXXXVI, 1903).

Plusieurs mémoires importants ont été publiés, depuis cette note, sur l'*Arcella vulgaris* : en les lisant, ceux qui sont peu familiarisés avec l'étude des organismes inférieurs pourraient croire que l'exposé détaillé des observations que nous avons faites en 1903 n'a plus aucune sorte d'intérêt.

Cependant nous nous trouvons en face d'une tâche autrement ingrate que si notre mémoire eût paru à son heure : nous avons non seulement à exposer nos résultats, mais il nous faut encore chercher à rectifier ceux des autres. Et il est certain, ainsi que nous allons le montrer, qu'on a compliqué et embrouillé comme à plaisir le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris*.

On en jugera par le schéma suivant qui nous est donné par Boris Swarczewsky ; d'après ses observations et celles qu'il a collectionnées dans la littérature, voici quel serait le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris* :

1° La forme végétative, qui renferme ordinairement deux « noyaux primaires » et un « chromidium » bien développé, se divise de temps en temps suivant le mode connu par bipartition.

2° De temps en temps, l'animal donne naissance à quelques bourgeons ou à toute une série de bourgeons, qui par croissance et sécrétion d'une coque fournissent la forme normale ; ce mode de reproduction est « l'agamogonie ».

3° Après toute une série de divisions et d'agamogonie, survient une nouvelle période : celle de la gamogonie. Les anisogamètes formés copulent et l'œuf ou copula arrive par croissance et sécrétion d'une coque à la forme normale.

4° A l'automne, se produit un deuxième mode de reproduction sexuelle, la « chromidiogamie » ; le résultat de ce processus est la production d'une nouvelle période d'agamogonie (1).

(1) Boris Swarczewsky : *Uber die Fortpfl. bei Arcella vulgaris* (Archiv. f. Prot., Bd. XII, p. 202-204).

Boris Swarczewsky a résumé dans un dessin les phases successives de ce développement.

On remarquera qu'aux divers stades du développement, sauf à la simple bipartition, les deux noyaux primaires ne sont pas utilisés ; l'ancien adage : *Omnis nucleus a nucleo* ne serait plus vrai ; des noyaux secondaires prendraient naissance aux dépens du réseau chromidial.

Ce cycle du développement est tellement extraordinaire qu'il faudrait pour l'admettre d'autres arguments et d'autres faits que ceux qui nous sont fournis. En examinant ces derniers avec une scrupuleuse attention, il devient évident que les auteurs ont commis de regrettables confusions et qu'ils ont été induits en erreur par des phénomènes de parasitisme.

Il est extrêmement difficile dans ces conditions de faire la part de l'erreur et de la vérité, et nous trouvons chose très délicate l'obligation où nous sommes de combattre la manière de voir de savants éminents.

Il semble bien que le point de départ des erreurs que nous aurons à rectifier, au sujet de l'*Arcella vulgaris*, soit la théorie du réseau chromidial et des chromidies, due à R. Hertwig (1). Cette théorie, exposée magistralement par son auteur dans le premier volume des *Archives F. Protistenkunde*, créait une terminologie qui a été adoptée par tous ceux qui s'occupent des organismes inférieurs ; mais cette théorie en même temps cherchait à établir entre ces chromidies et les noyaux des relations de parenté qui sont loin d'être prouvées dans tous les cas. A cet égard, les élèves ont été plus loin que le maître ; il n'est pas trop tôt de réagir si l'on veut conserver en science la séparation qui doit exister entre le domaine des faits établis et celui des hypothèses.

(1) R. Hertwig : *Die Protozoen und die Zelltheorie* (Archiv. f Protist., Bd. I, 1902).

En consultant l'historique donné par Boris Swarczewsky, nous voyons que Butschli, Buck, Cattaneo, avaient observé la sortie d'organismes amiboïdes par l'ouverture buccale des *Arcella* ; pour Butschli la formation de ces corps était la conséquence d'une conjugaison de deux ou trois individus ; l'observation, ayant été faite sur le vivant, ne permettait de saisir aucun des détails internes de structure correspondant soit à la conjugaison, soit à la production des germes.

La théorie des chromidies va maintenant entrer en ligne, d'abord timidement, puis sans réserve, et elle va nous conduire aux conclusions les moins vraisemblables.

R. Hertwig avait en 1899 (1) montré qu'il existe chez les *Arcella*, en dehors du noyau et du protoplasma ordinaire, une autre substance qui se distingue déjà après l'action des réactifs fixateurs, tels que le liquide de Flemming, l'acide acétique, etc ; le carmin boracique la colore d'une façon intensive, comme la chromatine. Hertwig, en 1902 (2), désigne cette partie sous le nom de « réseau chromidial ». Ce réseau forme, en général, un anneau à la périphérie du corps des Arcelles, mais il peut s'étendre aussi dans le protoplasma en masses irrégulières ou en amas plus ou moins gros analogues aux chromidies de l'*Actinosphaerium*. Le réseau chromidial et le réseau protoplasmique se confondent dans les kystes dont le contenu présente un aspect homogène.

Hertwig va plus loin ; il décrit la formation de noyaux secondaires aux dépens de ce réseau chromidial ; l'*Arcella vulgaris* possède deux gros noyaux qui sont les noyaux primaires ; ceux-ci entrent en dégénérescence au moment où naissent les noyaux secondaires, et l'organisme passe ainsi de la structure à deux noyaux à la structure à nombreux

(1) R. Hertwig : *Uber Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris* (Festschr. zum 70 Geburtstage von C. v Kupffer, Iéna, 1899).

(2) R. Hertwig : *Die Protozoen, loc. cit.*

noyaux. « Aus den beschriebenen Befunden schliesse ich, das die vielkernigen Arcellen aus den zweikernigen hervorgehem, in dem sich aus dem Chromatinnetz eine neue Generation von sekundarkerne entwickelt, wahrend die beiden Primarkerne sich zuruckbilden (1). »

Cette conclusion était grosse de conséquences ; elle visait l'autonomie même du noyau dans la cellule en le faisant naître du réseau chromidial, en dehors de toutes les règles de filiation constatées jusque-là.

Hertwig émet l'hypothèse que la formation des corps amiboïdes vus par Butschli et qui sortaient du corps de l'Arcelle, est en relation directe avec la naissance des noyaux secondaires.

Awerinzew cherche à confirmer cette idée (2) ; il décrit deux sortes de corps amiboïdes, des macroamibes et des microabides, qui auraient pour noyaux des noyaux secondaires ; il se produirait une copulation qui serait le point de départ d'une nouvelle génération.

Le cycle du développement de l'*Arcella vulgaris* va ainsi se compliquer de plus en plus (3).

W. Elpatiewsky, après avoir étudié la multiplication normale sous le titre *die vegetative Vermehrung durch Teilung*, décrit encore deux autres modes de reproduction : 1° une reproduction par pseudopodiospores ; 2° la reproduction par macro et microamibes.

Nous pouvons dès maintenant dire pourquoi nous ne saurions admettre, même comme hypothèse, la prétendue reproduction par pseudopodiospores ; il nous suffira de faire quelques citations.

La formation des pseudopodiospores n'intéresse pas tout

(1) La citation est faite d'après Boris Swarczewsky, *loc. cit.*, p. 174.

(2) Awerinzew : *Die Struktur und die chem. Zusamm. der Gehaüse bei den Suss wasserrhizopoden* (Archiv. f. Pr , Bd. VIII. 1906).

(3) Elpatiewsky : *Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris* (Arch. f. Protistenk., Bd. X, 1907)

le corps de l'individu ; une plus ou moins grande partie du protoplasma reste inutilisée ; dans ce résidu, on retrouve les deux noyaux ordinaires.

Les pseudopodiospores ne sont pas de la même grosseur et elles se forment non en même temps, mais les unes après les autres.

A ces caractères donnés par l'auteur, il n'est pas difficile de reconnaître un parasite du protoplasma qui laisse à l'intérieur de la coque, lorsqu'il l'abandonne, des résidus en plus ou moins grande abondance.

La chose devient certaine lorsqu'on voit faire intervenir le réseau chromidial pour la naissance du noyau des pseudopodiospores : « Aus dem oben geschilderten Verhalten des Chromidiums wahrend der Pseudopodiosporenbildung folgt demnach, das derselben keine Bildung von Sekundarkernen vorangeht, sowie dass die Kerne der Pseudopodiosporen sich aus dem Chromidialschollen differenzieren und zwar erst nachdem durch eine helle Plasmazone der Korper der zukunftigen Amöbe genau um grenzt ist (1). »

Si nous ajoutons que la prétendue reproduction sexuelle par macro et microamibes repose sur des apparences de même nature et des faits analogues, on sera de suite fixé sur la valeur de ces observations.

Aussi, nous n'avons guère le courage de discuter les nouveaux stades de développement que Boris Swarczewsky vient encore ajouter aux précédents (2).

C'est d'abord un bourgeonnement qui pendant toute la vie de l'Arcelle fournit de petites Amibes. Puis c'est la « chromidiogamie », dans laquelle deux individus s'accouplent ; le contenu de l'un passe presque entièrement dans l'autre ; il se produirait une fusion des substances chromatiques après dégénérescence des noyaux primaires et disso-

(1) W. Elpatiewsky : *Loc. cit.*, p. 450.
(2) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 179, 192.

lution du réseau chromidial. L'explication de toutes ces erreurs sera donnée plus loin : l'auteur est d'ailleurs passé près de la vérité sans la voir. Ainsi, en cherchant à confirmer les résultats d'Elpatiewsky sur la reproduction par pseudopodiospores ou agamogonie, il constate la ressemblance des agamètes avec les *Nuclearia* qui sont des parasites bien connus ; il va plus loin, puisqu'il en décrit l'enkystement, semblable à celui des *Nuclearia* (1) !!

Nous avons étudié cette espèce en 1903 sur une culture très florissante obtenue avec une infusion contenant de la mie de pain : elle se trouvait avec plusieurs espèces d'infusoires ciliés et une quantité considérable de *Chilomonas Paramœcium*.

Les Arcelles se sont multipliées dans cette culture avec une telle abondance que nous avons pu disposer de plusieurs milliers d'individus.

Chaque individu comprend une enveloppe hémisphérique qui renferme le protoplasma et ordinairement deux noyaux.

L'enveloppe constitue une sorte de coque plus ou moins aplatie dont les bords sont relevés vers l'intérieur, et limitent une grande ouverture circulaire par laquelle le protoplasma peut s'étendre au dehors ; les bords de l'ouverture sont souvent eux-mêmes recourbés plus ou moins (Pl IX, fig. 1-3.)

Les dimensions sont très variables ; le diamètre est ordinairement de 60 μ environ, mais il atteint parfois 80 μ et davantage ; on trouve par contre de petits individus avec un diamètre de 35 à 40 μ (Pl. IX, fig. 4-5).

Ces différences de taille n'ont rien qui puisse surprendre ; en effet, la multiplication ayant lieu par une sorte de bourgeonnement, la grosseur de la cellule-fille sera, dès sa formation et selon les circonstances, supérieure ou inférieure à celle de la cellule-mère ; la grosseur des individus n'a

(1) *Loc. cit.*, p. 188.

rien à voir d'une manière générale avec leur âge ; autrement, il serait difficile d'expliquer la structure particulière de la membrane.

La couleur de la coque des Arcelles est jaune ou brune sur les individus adultes ; elle montre, vue de face, un réseau hexagonal très régulier, et de profil des lignes perpendiculaires à la surface correspondantes aux mailles du réseau. L'aspect est donc celui que présenterait une quantité de petits prismes hexagonaux rangés à côté les uns des autres.

Outre cette membrane composée, il en existerait une seconde, plus interne, très fine et sans structure qui tapisserait la première.

D'après Awerinzew (1), on pourrait isoler les prismes par l'action de la pepsine et celle de l'acide oxalique étendu. Avec de l'acide oxalique concentré, la couche formée par les prismes disparaît entièrement, et il ne reste plus qu'une membrane mince incolore. L'auteur conclut de ses expériences que la couche prismatique est formée de petits éléments sphériques réunis par un ciment et devenus polyédriques par pression ; les deux enveloppes apparaîtraient simultanément.

Boris Swarczewsky a une opinion différente (2) ; la membrane incolore se différencierait la première, et la couche prismatique serait un produit d'excrétion qui filtrerait en forme de gouttelettes au travers de la première membrane.

Nos recherches sur ce point ne sont pas assez complètes pour que nous puissions donner une opinion définitive ; elles pourront cependant servir à élucider la question.

Au moment où le jeune bourgeon se forme, avant même qu'il ait reçu les deux noyaux qui lui sont destinés, le protoplasma se recouvre d'une mince membrane incolore (Pl. X, fig. 5-9) ; celle-ci ressemble à une membrane végétale, et

(1) Awerinzew : *Loc. cit.*

(2) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 191.

comme elle, se montre susceptible d'extension, puisque le bourgeon n'a pas atteint sa taille définitive. Il n'existe pas alors la moindre trace de la couche prismatique.

On peut donc affirmer déjà que les deux membranes *ne se forment pas simultanément.*

Nous sommes beaucoup plus perplexe au sujet de l'origine de la couche prismatique. Est-ce un produit de sécrétion qui filtre au travers de cette première membrane et s'amasse en gouttelettes destinées à produire les prismes ?

Cela nous semble assez peu probable, et voici l'hypothèse qui nous semble devoir retenir l'attention.

Nous pensons que la première membrane incolore reste toujours externe ; la couche prismatique n'apparaîtrait que vers la fin de la croissance. A ce moment, et ceci est un fait indiscutable que nous avons constaté, la couche superficielle du protoplasma est nettement réticulée ; la grandeur des mailles correspond exactement à celle du réseau de la couche prismatique. On serait ainsi facilement conduit à admettre que la couche prismatique provient d'une transformation directe de la pellicule protoplasmique superficielle à structure réticulée (1).

Le protoplasma sur les individus adultes ne paraît pas remplir complètement la coque ; il en est séparé par un intervalle plus ou moins large incolore. Il est certain que la fixation exagère cette disposition ; mais celle-ci existe cependant au moins assez souvent, ainsi qu'on peut le vérifier, au moment de la bipartition, par l'aspect différent de la cellule-mère et de la cellule-fille.

La structure du protoplasma est réticulée vacuolaire sur les individus adultes ; à la périphérie, on voit une couronne de protoplasma chromatique qui correspond au réseau chromidial (Pl. IX, fig. 2) ; les noyaux sont situés dans cette couche où ils proéminent plus ou moins à cause de leur

(1) Consulter aussi Pénard : *Faune rhizopodique du lac Léman*, p. 395.

gros volume ; cette substance chromatique se comporte d'une façon très irrégulière comme répartition dans la cellule et comme quantité ; à la bipartition, on ne la distingue que peu ou point du cytoplasme ordinaire ; chez les individus en pleine activité nutritive, elle se montre au contraire très nettement.

Nous ne voyons aucun inconvénient à conserver le nom de réseau chromidial à cette formation, à condition toutefois qu'on cesse de lui attribuer la propriété d'engendrer directement des éléments nucléaires. Il s'agit simplement de protoplasma chromatique, sans qu'on puisse jusqu'ici spécifier exactement les causes de cette chromaticité; nous serons d'ailleurs plus à même de traiter cette question avec d'autres cas analogues dans nos conclusions générales.

La portion plus centrale du protoplasma est achromatique ; elle renferme, selon les individus, un plus ou moins grand nombre de vacuoles de diverses grandeurs ; beaucoup de ces vacuoles sont destinées à la nutrition ; elles renferment des proies ingérées par l'animal ; ce sont des Infusoires, des Flagellés, etc. ; dans notre culture, le *Chilomonas Paramœcium* constituait la meilleure partie de la nourriture absorbée (Pl. IX, fig. 2, 9). On trouve ces proies à des états différents de décomposition, ce qui fait que leur protoplasma et leur noyau réagissent de façon variable à ces divers stades de la digestion. Outre les vacuoles digestives, il en existe aussi de grandes qui ne renferment aucune trace d'aliment.

Si l'on réfléchit que le protoplasma des Arcelles peut renfermer, en plus des proies ingérées, des parasites qui l'attaquent, s'y multiplient et abandonnent la coque après l'avoir plus ou moins entièrement vidée, on aura l'explication de la plupart des figures sur lesquelles les auteurs ont appuyé leurs conceptions du développement.

En ce qui nous concerne, nous n'avons pas vu chez l'Arcelle, disons-le tout de suite, d'autre mode de multiplication que la bipartition ou bourgeonnement.

La plupart des individus, dans l'*Arcella vulgaris*, possèdent deux noyaux ; nous indiquerons plus loin les exceptions à cette structure que l'on peut considérer comme normale.

Les noyaux sont situés à la périphérie du corps dans le réseau chromidial, et assez fréquemment au voisinage de la gouttière formée par le rebord de la coque ; ils occupent, en général, l'extrémité d'un même diamètre (Pl. IX, fig. 1-3).

Le diamètre de ces noyaux est en relation assez étroite avec la grosseur des individus ; il est en moyenne de 12 μ environ ; mais on en trouve de beaucoup plus gros et aussi de beaucoup plus petits.

La structure de ces noyaux au stade de repos est la suivante ; une membrane nucléaire, un gros nucléole central dense, chromatique et un large intervalle incolore ; celui-ci renferme une substance achromatique à travers laquelle on distingue avec de bonnes colorations un réseau de trabécules. On met aussi en évidence dans beaucoup de ces noyaux une quantité plus ou moins grande de granules chromatiques.

En dehors de ces individus à deux noyaux, on en rencontre quelques-uns qui possèdent régulièrement quatre noyaux (Pl. IX, fig. 9).

Les individus qui possèdent soit trois noyaux, soit un seul, étaient rares dans nos cultures (Pl. IX, fig. 7-8) ; il en était de même de ceux chez lesquels ce nombre atteignait six (Pl. IX, fig. 10).

Il existe une certaine relation entre le nombre des noyaux et la grosseur de la coque, mais elle comporte de nombreuses exceptions.

Cette question du nombre variable des noyaux chez l'*Arcella* est pleine d'intérêt, mais elle a été obscurcie comme à plaisir.

En 1899, R. Hertwig (1) distingue les noyaux des Arcelles

(1) R. Hertwig : *Loc. cit.*

binucléées sous le nom de noyaux primaires et il appelle noyaux secondaires ceux des Arcelles multinucléées ; il attribue à l'*Arcella vulgaris* un chiffre de noyaux qui peut aller jusqu'à 39. La distinction des noyaux primaires et des noyaux secondaires repose sur une différence d'origine ; les noyaux secondaires ne proviennent point par division des noyaux primaires ; ils naissent aux dépens du réseau chromidial, alors que les noyaux primaires entrent en dégénérescence. Ces noyaux secondaires auraient aussi une structure différente des premiers ; ils seraient toujours plus petits ; ils n'auraient pas de membrane nette et leur nucléole serait peu distinct du réseau nucléaire.

En 1903, nous avons établi que le nombre normal des noyaux est de deux ; ce nombre se conserve dans les nouveaux individus à la suite d'une division simultanée de ces deux noyaux.

Il est intéressant de noter que quelques individus ont quatre noyaux qu'ils transmettent également à la cellule-fille par division simultanée (Pl. XII, fig. 5).

Cette observation est précieuse, car elle permet de se rendre compte comment un stade multinucléé obtenu accidentellement peut se transmettre ensuite régulièrement aux descendants.

Elpatiewsky, qui a confirmé nos résultats sur la bipartition ordinaire, n'a pas réussi en ce qui concerne les individus multinucléés : « Welche Bedeutung der Vielkernigkeit zuzuschreiben ist, diese Frage bleibt offen. Ebenso kann ich nicht definitiv entscheiden, ob vegetative Vermehrung auch bei vielkernigen Stadium stattfindet, jedenfalls habe ich sie nur bei zweikernigen Tieren beobachtet (1). »

Il n'est pas douteux pour nous, après ce que nous avons vu pour le type à quatre énergides, que les Arcelles à 6 noyaux étudiées par Martini transmettaient également leurs

(1) Elpatiewsky : *Loc. cit.*, p. 445.

noyaux aux cellules-filles par division simultanée (1) ; nous avons retrouvé quelques-uns de ces individus, mais ils étaient trop peu nombreux pour que nous puissions songer à suivre leur bipartition (Pl. IX, fig. 10).

Nous ne trouvons aucune difficulté pour expliquer les variations accidentelles du nombre des noyaux chez l'*Arcella vulgaris*.

Nous pouvons partir du type à un seul noyau, bien qu'il soit rare : il est extrêmement probable que l'*Arcella vulgaris*, comme beaucoup des organismes voisins, n'avait primitivement qu'un noyau.

L'*Arcella vulgaris* du type uninucléé divise ce noyau au moment de la formation du bourgeon et transmet l'une des moitiés à la cellule-fille, ainsi que nous l'avons constaté (Pl. XII, fig. 6-7).

Mais la forme de la coque est telle que le noyau destiné au bourgeon est facilement retenu dans la cellule-mère ; celle-ci sera alors du type normal à deux énergides. On peut d'ailleurs admettre tout aussi bien, d'après ce que l'on sait des Amibes, que le noyau se divise parfois dans la cellule sans qu'il y ait bipartition du corps.

On passe de la même façon aux individus possédant un plus grand nombre d'énergides.

Un phénomène de dégénérescence portant sur certains noyaux amène parfois la réduction de leur nombre (Pl. XIII, fig. 6).

Hertwig et les auteurs qui l'ont suivi ont bien signalé la disparition progressive des noyaux ; mais comme cette disparition était liée à certains phénomènes que nous attribuons au parasitisme, ce n'est pas de cette dégénérescence que nous voulons parler.

Nous avons rencontré un individu du type normal en

(1) E. Martini : *Beobachtungen an Arcella vulgaris* (Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. LXXIX).

bipartition ; l'un des noyaux était à la prophase ; le second noyau était réduit à un amas chromatique irrégulier ; par suite de cette dégénérescence, le type uninucléé primitif se trouvait reproduit à la fois pour la cellule-mère et le bourgeon (Pl. XIII, fig. 6).

Nous avons également observé un individu de grande taille à propos duquel se pose un problème difficile à résoudre.

La coque renfermait trois noyaux : à droite, se trouvait un très gros noyau ; de l'autre côté, deux noyaux plus petits étaient réunis latéralement par leur nucléoplasme. L'idée qui vient immédiatement à l'esprit est de supposer que l'individu possédait d'abord quatre énergides destinées à se fusionner par deux ; la réunion serait encore incomplète du côté gauche.

Nous aurions affaire alors à une réduction du nombre des noyaux par autogamie ; la chose serait conforme à ce que nous savons des phénomènes sexuels dans le cas de mitoses conjuguées. Est-il besoin de dire cependant qu'avant d'admettre une pareille interprétation, il faudrait établir la constance d'un pareil phénomène et en suivre les résultats.

Les noyaux, quel que soit leur nombre, sont ordinairement placés dans la cellule à leur maximum d'éloignement ; aux extrémités d'un même diamètre avec le nombre 2, aux angles d'un triangle, d'un carré ou d'un hexagone pour les chiffres 3, 4, 6. Les exceptions à cette règle au sens large sont en somme assez rares.

On rencontre assez fréquemment des individus dont la coque est plus ou moins déformée, et cela avec un nombre de noyaux variant de 2 à 4 ou davantage.

Ainsi la coque a parfois son sillon périphérique développé ; la bouche est alors reportée au fond d'une sorte de puits (Pl. XII, fig. 8) ; l'Arcelle, dans ce cas, au lieu d'être aplatie, exagère sa forme hémisphérique.

D'autres fois, le sillon périphérique montre des ondula-

tions ; le rebord se contourne de façon variable (Pl. XIII, fig. 1-3).

Enfin, dans quelques cas, il semblerait que le bourgeon ait soudé sa coque à celle de la cellule-mère (Pl. XIII, fig. 5).

Tous les noyaux dont nous venons de parler ont une structure identique ; non seulement nous ne faisons pas la distinction établie par Hertwig entre les deux noyaux dits primaires et les noyaux secondaires, mais nous avons la conviction qu'il n'existe qu'une seule sorte de noyaux dérivant les uns des autres par mitose dans les conditions que nous avons indiquées.

Quant à la genèse des prétendus noyaux secondaires aux dépens du réseau chromidial tel qu'elle est admise par R. Hertwig, Elpatiewsky, Boris Swarczewsky, etc., nous dirons que ces différents auteurs ont été trompés par des apparences dues à l'ingestion de proies de nature variable, et aussi par le parasitisme ; cette origine des noyaux était trop exceptionnelle pour être exacte.

Les Arcelles se multiplient par bipartition ; cette bipartition se fait sous la forme d'un bourgeonnement qui a été décrit très exactement au point de vue morphologique, dès 1875, par R. Hertwig et E. Lesser : les détails histologiques du phénomène ont été résumés dans notre travail préliminaire de 1903.

Ce mode de reproduction a été étudié depuis par différents auteurs : Boris Swarczewsky est celui qui a vu le plus exactement la division du noyau ; il a suivi de près notre propre description ; mais son travail renferme quelques lacunes ; d'autre part ses figures du noyau en division sont isolées de telle façon qu'il est impossible de se rendre compte des rapports entre la division cellulaire et les mitoses. A cet égard, le mémoire d'Elpatiewsky est plus instructif ; malheureusement cet auteur n'a pas su interpréter exactement les stades d'ailleurs peu nombreux qu'il a rencontrés.

Nous nous trouvons ainsi dans l'obligation de développer nos résultats de 1903, en y joignant des figures à l'appui.

Le protoplasma de l'Arcelle subit avant la division une épuration ; il se débarrasse des résidus de la digestion ; mais cette règle comporte cependant quelques exceptions, car nous avons parfois rencontré, soit dans la cellule-mère, soit dans le bourgeon, soit dans les deux à la fois, des inclusions à l'intérieur de vacuoles alimentaires. Il n'en est pas moins vrai qu'en général le cytoplasme est libre de tout résidu ; il est finement granuleux et de structure réticulée-alvéolaire, avec çà et là de grandes vacuoles ; le réseau chromidial a disparu.

La division commence par la formation du bourgeon ; une partie du cytoplasme sort par la bouche de l'Arcelle et s'arrondit en une masse hémisphérique qui va se recouvrir bientôt d'une fine membrane incolore (Pl. X, fig. 1-4).

C'est pendant ce bourgeonnement que les deux noyaux entrent simultanément en division ; ils vont passer ensemble par les mêmes stades, de sorte qu'il s'agit bien d'une division conjuguée.

Chaque noyau, exactement sphérique, augmente sensiblement de volume ; le gros nucléole central semble s'être dissous dans la masse du nucléoplasme : celle-ci a l'aspect d'un gros peloton à structure plus ou moins fibrillaire, et ce peloton est séparé de la membrane par une étroite zone incolore (Pl. X, fig. 1-2). Un peu plus tard, ce peloton s'allonge en un fuseau dans lequel les fibrilles deviennent longitudinales (Pl. X, fig. 3-4). Aux deux extrémités, on aperçoit bientôt des sortes de segments plus chromatiques qu'on pourrait facilement confondre avec des chromosomes. Il s'agit simplement, à notre avis, de la substance nucléolaire qui, d'abord dissoute dans tout le nucléoplasme, vient ensuite s'amasser progressivement aux deux pôles pour y former deux calottes hémisphériques.

Le noyau à ce moment semble avoir repris son contour entièrement sphérique ; la membrane nucléaire est fort nette ; à l'intérieur se trouve le fuseau qui va toucher par ses deux pôles à la membrane, alors qu'il en reste séparé latéralement par un large espace incolore.

Par suite de l'accumulation de la substance nucléaire aux deux pôles, le fuseau s'est éclairci et sa substance laisse voir des fibrilles qui réunissent les deux calottes chromatiques. A l'équateur, on distingue maintenant un grand nombre de granules chromatiques disposés sur un seul plan; c'est le stade de la plaque équatoriale (Pl. X, fig. 6-8).

L'aspect est exactement semblable à celui du même stade chez l'*Amœba limax* ; mais tandis que chez cette dernière, les deux calottes polaires proviennent directement de la bipartition du nucléole, ici, chez l'*Arcella vulgaris*, la substance nucléolaire se dissout d'abord dans le nucléoplasme avant de s'amasser aux pôles.

Nous n'avons pas remarqué que ces deux calottes polaires aient la structure vacuolaire décrite par les auteurs précédents ; nous avons plutôt noté une structure dense, homogène et chromatique ; mais la chose n'a pas d'autre importance.

Le fuseau s'oriente perpendiculairement à la surface de la coque, si bien que dans chaque noyau l'une des extrémités se trouve dirigée du côté de la bouche (Pl. X, fig. 9).

En s'allongeant, le fuseau distend la membrane nucléaire; on aperçoit encore les chromosomes, mais ceux-ci ont pris la forme de petits bâtonnets et se sont dédoublés (Pl. X, fig. 9).

A ce moment, la substance des calottes polaires s'étend presque jusqu'au voisinage des chromosomes ; ceux-ci y disparaissent bientôt ; ou moins on ne les aperçoit plus au stade suivant.

Les noyaux, à ce stade, ne laissent voir que les deux calottes polaires réunies par la substance achromatique du fuseau ; la membrane nucléaire disparaît (Pl. XI, fig. 1-2-6).

Le fuseau, en s'allongeant, prend l'aspect d'une haltère, et c'est sous cette forme que l'une des extrémités s'engage dans le bourgeon (Pl. XI, fig. 2-3).

La rupture va maintenant se faire au milieu ; chaque moitié ressemble alors à une poire dont la queue serait constituée par la partie chromatique du fuseau (Pl. XI, fig. 3-4).

Comme la division a suivi une marche parallèle pour les deux noyaux, la cellule-mère et la cellule-fille ont maintenant deux nouveaux noyaux qui vont prendre peu à peu la structure de l'état de repos.

Au moment où la séparation se produit par étirement, chaque noyau ne laisse voir que la calotte chromatique accompagnée de la substance du fuseau (Pl. XI, fig. 4) ; l'amas chromatique va s'arrondir en s'éloignant de plus en plus dans le cytoplasme du bourgeon ; il est sans doute toujours accompagné de la substance achromatique, mais l'observation est délicate ; on ne saurait dire exactement si cette substance entoure la sphérule chromatique ou si elle est renfermée à son intérieur.

En s'en tenant aux apparences, on est conduit à considérer que chaque calotte chromatique reproduit le nouveau nucléole ; une membrane nucléaire délimite chaque noyau du protoplasme ; l'intervalle entre le nucléole et la membrane est tout d'abord incolore ; ce n'est que plus tard qu'on y retrouve les granules chromatiques. De même le nucléole n'a pas au début une structure dense ; on y distingue une couronne externe plus colorée, limitant un espace interne moins colorable ; les grains chromatiques n'y apparaissent qu'un peu plus tard (Pl. XII, fig. 1-4).

Le bourgeon qui constitue la cellule-fille ne se détache de la cellule-mère qu'au moment où les noyaux ont pris la structure de l'état de repos.

Ce mode de division que nous avons découvert chez les Arcelles est intéressant à plusieurs égards.

Ainsi, on ne peut manquer d'être frappé par la ressem-

blance qui existe entre les stades de cette mitose et ceux qui ont été vus deux ans plus tard chez l'*Amœba limax* par Vahlkampf.

Il se trouve même que la correspondance est à peu près complète si l'on compare à nos propres observations ; la seule différence consiste en ce que chez l'*Amœba limax* les deux calottes polaires résultent d'une bipartition directe du nucléole, alors que chez l'*Arcella vulgaris* la substance nucléolaire semble se dissoudre dans le nucléoplasme avant de se porter aux pôles ; l'aspect du stade de la plaque équatoriale est identique dans les deux cas, et nous en disons autant des stades suivants en forme de long tonnelet et d'haltère. Il faut toutefois remarquer que chez l'*Amœba limax*, la substance du fuseau se charge de chromatine, alors qu'elle reste incolore dans l'*Arcella vulgaris* ; dans les deux espèces, les chromosomes deviennent invisibles après leur dédoublement. Vahlkampf a, il est vrai, décrit chez l'*Amœba limax* une réunion des granules chromatiques de la plaque équatoriale en trois gros chromosomes : on trouverait même parfois une seule grosse masse chromatique qui se diviserait en deux. Il se peut, nous l'avons dit, que ces différences soient dues à l'existence, sous le nom d'*Amœba limax*, d'espèces différentes ; mais il n'est pas impossible également, étant donnée la chromaticité du fuseau, que Vahlkampf se soit trompé ; il existe, en effet, une disproportion très grande entre la masse des granules chromatiques du stade équatorial et celle des trois chromosomes définitifs ou de l'amas chromatique qui en tient la place.

Quoi qu'il en soit, l'examen de la mitose chez l'*Arcella vulgaris* est plutôt de nature à confirmer nos résultats à propos de l'*Amœba limax*.

En continuant la comparaison des deux espèces, nous trouvons quelques difficultés d'interprétation à propos des derniers stades de l'anaphase et de la reconstitution des nouveaux noyaux.

Chez l'*Arcella vulgaris*, il semble que ce soit les deux calottes polaires qui donnent directement les nouveaux nucléoles ; chez l'*Amœba limax*, nous voyons au contraire, à l'anaphase, disparaître plus ou moins la chromaticité des corpuscules polaires fournis par le nucléole, alors que la substance du fuseau devient très colorable et paraît fournir la masse du nouveau nucléole.

Il ne faut pas, selon nous, exagérer la portée de ces différences apparentes; le nucléole, en somme, est un élément transitoire; sa substance est utilisée dans les mitoses le plus souvent à l'état dissous ; si elle n'est pas trop abondante, comme chez l'*Amœba Gleichenii*, les chromosomes restent bien distincts pendant toute la téléomitose ; si la quantité de substance nucléolaire est plus grande, une partie reste à l'état figuré sous la forme de calottes polaires ; l'autre partie, imprégnant le fuseau chromatique, nous masque les chromosomes, sauf au stade de la plaque équatoriale.

Les auteurs qui se sont occupés de la division nucléaire chez l'*Arcella vulgaris*, comparant leurs résultats à ceux de Gruber, en ont conclu qu'il existe plusieurs modes de division.

Il est inutile d'entrer dans une longue discussion à ce sujet. Gruber n'a rencontré et dessiné qu'un stade voisin de la métaphase (1) ; n'ayant pas vu les granules chromatiques de la plaque équatoriale, il a cru naturellement que les deux calottes polaires représentaient les chromosomes se reconstituant en un nouveau spirème. Au début de nos recherches, nous avons été sur le point d'adopter cette interprétation.

La connaissance de tous les stades successifs de la mitose tranche la difficulté ; nous devons admettre que le noyau des Arcelles a une structure identique chez tous les individus et présente un même mode de division.

(1) Gruber : *Ueber Kernvermehrung* (Bericht. d. nat. Gesells. zu Freiburg, 1892, Bd. VI).

La mitose conjugée des Arcelles a pour résultat de fournir à chaque individu des noyaux appartenant à une lignée différente, c'est-à-dire des noyaux dont la parenté est souvent fort éloignée, puisque pour y arriver nous devons remonter à une Arcelle ne possédant qu'un noyau.

Malgré les renseignements fournis par notre note préliminaire, les derniers auteurs qui ont étudié les Arcelles ne semblent pas avoir saisi l'importance de cette mitose conjuguée.

Ainsi nous voyons Boris Swarczewsky mettre en doute la généralité du phénomène : « In bezug auf die Gleichezeitigkeit in der Theilung der beiden Arcella-Kerne bei der Zweiteilung des Tieres, die Elpatiewsky festgestellt zu haben glaubt, bin ich anderer Meinung. Meinen Beobachtungen zu folge teilen sich die beiden Kerne nicht immer gleichzeitig, Ausser, dass man sehr oft die beiden Kerne in verschiedenen caryokinetischen Stadien beobachten kann, hatte ich einmal in einem meiner Präparate die Gelegenheit, das folgende Bild zu beobachten : einer der Kerne hat sich schon vollstandig geteilt und Tochterkerne gebildet, wahrend der andere sich erst einzuschüren beginnt. »

On nous permettra d'être quelque peu sceptique sur ces conclusions, si l'on considère que l'auteur n'a donné aucune figure à l'appui ; en tout cas, il ne peut être question que de très rares exceptions, et pour notre part nous n'en avons jamais rencontré.

L'auteur incontestablement a mal vu cette division, car autrement il n'aurait pas considéré comme douteux le fait que chaque noyau du bourgeon a une origine différente. « Es erscheint mir auch zweifelhaft dass die beiden Kerne des Tochtertieres unbedingt von der Teilung der beiden Kerne des Muttertieres abstammen (1). »

Quelquefois, les deux noyaux, en pénétrant dans le bour-

(1) *Loc. cit.*, p. 178.

geon, se trouvent rapprochés : comme ils sont au stade de la reconstitution, leur ensemble simule une division ; on pourrait croire alors qu'un des noyaux va se diviser dans la cellule-fille, alors que l'autre reste dans la cellule-mère ; il y a là une cause d'erreur à éviter (Pl. XII, fig. 2).

Nous avons déjà signalé le fait que dans les individus possédant quatre noyaux, chacun d'eux, en se divisant, fournissait une moitié à la cellule-fille ; la même chose doit se produire avec les cellules à six noyaux.

La mitose conjuguée des Arcelles rappelle celle qui existe chez les Basidiomycètes et certains Ascomycètes ; elle existe chez l'*Amœba binucleata*, l'*Amœba Gleichenii*, l'*Entamœba diploidea*, les *Trepomonas*, etc. Dans la plupart de ces exemples, cette sorte de mitose aboutit, dans le cycle du développement, à un acte fécondateur, à une fusion nucléaire.

Il est assez vraisemblable qu'une fusion analogue se produit dans l'*Arcella vulgaris*; les recherches ultérieures montreront si le cas isolé que nous avons rencontré doit être interprété de cette façon, et si l'organisme, possédant normalement deux noyaux, revient nécessairement, et dans des conditions déterminées, à la structure uninucléée, par un acte de véritable fécondation.

En dehors de la reproduction par bourgeonnement, nous ne connaissons d'une manière certaine chez l'*Arcella vulgaris* que le phénomène désigné fréquemment sous le nom de *plasmogamie* et qui a été décrit autréfois par Butschli. Celui-ci y voyait un acte préparatoire à la formation d'embryons. Elpatiewsky expose la même opinion : cette réunion des individus précéderait la naissance des pseudopodiospores ; mais cet auteur a été trompé par la présence de parasites. Nous ajouterons que la plasmogamie ne se produit probablement jamais avec les caractères qu'il indique (fig. 23, P. 22). Boris Swarczewsky n'a jamais vu, de son côté, le protoplasma des Arcelles sortir ainsi en masse de la coque pour se réunir en une énorme sphère. Il s'agit peut-être d'une grosse Amibe

plurinucléée, une sorte de *Pelomyxa* qui se nourrit ainsi aux dépens des Arcelles.

Nous avons rencontré de nombreux cas de plasmogamie ; les individus, en nombre variable, sont réunis par leur bouche (Pl. XIII, fig. 7).

Chaque fois que l'observation s'y prêtait suffisamment, nous avons pu constater que chaque individu conservait son nombre normal de noyaux ; ceux-ci occupaient leur position ordinaire ; rien n'était changé dans leur structure.

Des colonies de ce genre ont été observées chez d'autres Monothalmes ; elles sont fréquentes par exemple chez le *Chlamydophrys stercorea*. Cienkowski, à propos de cette espèce, attribuait ces colonies au fait que les individus avaient continué à se diviser, sans séparation des cellules-filles à chaque bipartition.

Il est possible que la même cause produise les mêmes effets chez l'*Arcella* ; on peut aussi admettre que des individus isolés puissent se réunir attirés par une même source de chimiotactisme ; enfin l'existence de plasmodes étant fréquente chez les Amœbiens, rien ne s'oppose à ce que ces colonies soient des plasmodes dont l'aspect est rendu particulier, par suite de l'existence des coques ; toutes ces hypothèses sont très vraisemblables ; les deux dernières même peuvent être confondues en une seule, car la naissance des plasmodes relève évidemment d'un chimiotactisme.

Pour nous, le cycle du développement normal de l'*Arcella vulgaris* s'arrête ici, si l'on veut s'en tenir aux faits bien établis.

Peut-être y découvrira-t-on des phénomènes sexuels avec fusion de noyaux, comme nous l'avons dit précédemment ; peut-être rencontrera-t-on également un enkystement bien caractérisé, comme dans beaucoup d'Amœbiens.

Mais nous avons la conviction absolue qu'il faut écarter dès maintenant tous les modes de reproduction indiqués sous les titres de bourgeonnement « knospenbildung », agamogonie, gamogonie et chromidiogamie.

Prenons d'abord le bourgeonnement décrit par Boris Swarczewsky (1).

D'après cet auteur, l'Arcelle pendant toute sa vie produirait à la périphérie de son protoplasma des bourgeons qui, en s'isolant, deviendraient autant de petites Amibes ayant chacune un noyau nucléolé ; le même individu présente un nombre variable de ces bourgeons, de un à six, ordinairement ; leur diamètre varie entre 3 et 5 μ. Les deux noyaux ordinaires ne prennent pas part à ce mode de reproduction ; c'est le réseau chromidial qui donne naissance aux petits noyaux des Amibes.

L'auteur n'a pas suivi le sort ultérieur de ces petites Amibes. Nous le croyons volontiers, car s'il l'avait fait, il aurait bien vite reconnu son erreur.

Il est difficile, d'après les figures de l'auteur (16, 17, Pl. 15),de dire à quel organisme étranger appartiennent ces prétendus bourgeons ; l'un a la forme et aussi la dimension moyenne du *Chilomonas Paramœcium*, nourriture souvent ingérée par les Arcelles ; mais le second est dessiné avec des pseudopodes. Rien à retenir d'observations aussi incomplètes.

Passons à l'*agamogonie*. Ce mode de reproduction devrait, semble-t-il, être bien établi, puisque deux auteurs s'accordent pour une même interprétation. « W. Elpatiewsky beschreibt im Arcella korper die Bildung der vom ihm Pseudopodiospores genannten Gebilde. Die von mir beobachteten Tatsachen bestätigen vollkommen sowohl das Vorhandensein dieses Vorganges als auch den von Elpatiewsky geschilderten Verlauf (2). »

Nous avons heureusement ici une abondance de détails qui ne peut laisser aucun doute sur la *nature parasitaire* des prétendus agamètes.

(1) Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 179.
(2) *Loc. cit.*, p. 180.

Cela nous dispense de faire ressortir toutes les invraisemblances de leur mode de formation.

Nous reconnaissons facilement dans les figures 24 et 25 (Pl. 15) le *Nuclearia delicatula* ou une espèce très voisine. Dans le cours de nos études sur les organismes inférieurs, nous avons eu l'occasion bien souvent de rencontrer ce *Nuclearia* ; c'est un fait caractéristique de le trouver en exemplaire plus ou moins nombreux, attablé, comme dans la fig. 25, à une même proie dont il ingère le contenu. Ici, le *Nuclearia* absorbe le contenu de l'Arcelle, avec les amas chromatiques du réseau chromidial (fig. 21, 22), puis il expulse des résidus (fig. 31). Enfin il *s'enkyste* exactement (fig. 8, Pl. 14), suivant le mode que nous avons décrit autrefois à la suite de Cienkowski pour le *Nuclearia simplex*.

Nous sommes surpris que l'auteur, qui a constaté lui-même la ressemblance de ces prétendus agamètes avec les *Nuclearia*, ait pu continuer à décrire tous ces phénomènes si nets de parasitisme sous le nom de reproduction asexuelle.

Il a fallu qu'il soit entraîné (1) dans cette voie par la série des observations de Schaudinn sur diverses formes de Rhizopodes d'eau douce et d'eau salée, telles que les *Echinopyxis*, les *Calcituba*, les *Patellina*, les *Miliola*, où la cellule-mère fournit un plus ou moins grand nombre d'embryons. En ce qui me concerne, je ne crois pas du tout à la naissance des noyaux de ces embryons aux dépens du chromidium (*Echinopyxis*), d'autant plus que dans cette même espèce on a vu, et alors d'une façon sûre, le noyau de la cellule-mère être la souche de ces noyaux (1).

Puisqu'il s'agit chez l'*Arcella vulgaris* de faits de parasitisme, nous considérons comme sans objet toutes les considérations développées par Boris Swarczewsky dans les pages 189-191 sur la parenté des Arcelles et des *Pseudo-*

(1) Voir Boris Swarczewsky : *Loc. cit.*, p. 185.

chlamys ; si cette parenté devait être établie, ce serait dans une autre direction.

Nous arrivons à la reproduction sexuelle ou *gamogamie*.

Elle aurait lieu, d'après les observations d'Awerinzew et d'Elpatiewsky, par des macro et des microamibes ; ce dernier auteur a même dessiné sur le vivant la copulation d'une microamibe.

Il nous semble complètement inutile d'entrer dans le détail des descriptions données par les auteurs : c'est toujours le réseau chromidial qui entre en jeu pour la formation des noyaux de gamètes ; les deux noyaux ordinaires passent en dégénérescence et sont abandonnés comme résidus ou disparaissent tout à fait ; macroamibes et microamibes ne sont que de vulgaires rhizopodes parasites, et la fusion vue par Elpatiewsky n'est autre chose qu'une réunion de deux individus analogue à celle que nous avons signalée autrefois chez *Nuclearia simplex*.

Comment a-t-on pu croire un seul instant que la reproduction de l'Arcelle s'éloignait à ce point des règles ordinaires ? Accepter que les deux uniques noyaux de la cellule ne prennent aucune part à la fécondation ! Admettre qu'un réseau chromidial qui n'a aucune autonomie, qui n'existe même pas chez beaucoup d'individus, engendre des noyaux d'organes reproducteurs. Il était temps de réagir.

Nous n'avons plus à parler que de la *chromidiogamie*.

Tout est étrange dans cette histoire de l'*Arcella vulgaris*.

Boris Swarczewsky nous indique en quoi consiste cette nouvelle dérogation aux lois les mieux établies de la théorie cellulaire.

C'est en hiver et au printemps que le phénomène a été observé ; deux Arcelles se mettent en contact par la bouche ; le cytoplasme de l'un, presque en entier, va se mélanger avec celui du second individu ; après quelque temps, le cytoplasme se répartit à nouveau également entre les deux coques.

Pendant cette copulation, il se produit :

1° Une dégénérescence des deux noyaux ordinaires ;

2° Une dissémination du chromidium à travers tout le cytoplasme ;

3° Une répartition "*austausch*" de cette substance chromatique pulvérisée entre les deux individus en conjugaison ;

4° Une naissance de noyaux secondaires aux dépens des fines particules chromatiques disséminées dans le cytoplasme.

Les figures assez nombreuses fournies par l'auteur dans sa Pl. XVI ne sont, à notre avis, nullement démonstratives ; n'ayant pas suivi les tout premiers stades de la mitose et les derniers, il a dû être trompé par certains aspects. Ainsi sa fig. 35 se rapporte très probablement au stade de reconstitution des noyaux-filles; l'aspect des noyaux dans les fig. 36, 37, 39 est plutôt celui des noyaux à la prophase, alors que leur volume a sensiblement augmenté et que la substance nucléolaire s'est dissoute dans le nucléoplasme.

Nous ne pouvons naturellement rien affirmer, étant donné surtout que l'auteur figure les deux individus avec des coques d'égale épaisseur ; mais on ne peut manquer d'être frappé par le fait que les aspects des noyaux qu'il représente au titre *chromidiogamie* sont précisément ceux qu'il n'a pas su voir dans la mitose ordinaire.

Là, se termine cette étude de l'*Arcella vulgaris* ; elle comprend, comme on le voit, deux parties distinctes : une contribution personnelle à la connaissance de la reproduction ordinaire par bipartition, une critique des autres modes de reproduction attribués à tort à l'*Arcella*. D'aucuns trouveront peut-être que nous aurions pu nous dispenser de cette réfutation qui tend à jeter le discrédit sur plusieurs mémoires récents relatifs à l'*Arcella vulgaris*. Si nous l'avons fait, ce n'est qu'à notre corps défendant ; mais il y a un véritable danger à laisser s'établir dans la science des organismes inférieurs de telles données ; elles faussent tout l'ensemble de nos connaissances sur la cellule et la reproduc-

tion ; mieux vaut signaler le danger pendant qu'il en est encore temps et épargner à d'autres de pareils mécomptes.

Lecythodyteæ.

Nous réunirons ici sous ce nom deux genres qui paraissent avoir entre eux des affinités étroites, malgré les différences d'habitat et de nutrition qui les séparent ; d'un autre côté, ces genres, dans leur développement, rappellent d'assez près les *Microgromia*, les *Lecythium*, les *Platoum*, etc.

Lecythodytes paradoxus Dang.

(Pl. XIV-XV.)

Nous avons créé le genre *Lecythodytes*, en juin 1908, pour un organisme intéressant qui ravageait nos cultures de *Chromulina* ; ses principaux caractères ont été indiqués dans une note insérée aux comptes rendus (1).

L'étude de cette espèce est un des meilleurs exemples que l'on puisse choisir pour montrer l'importance des phénomènes de parasitisme chez les organismes inférieurs, les erreurs que ces phénomènes peuvent entraîner dans l'interprétation du développement de ces êtres, les difficultés que l'on rencontre à les éclairer complètement.

Cette question du parasitisme, à laquelle nous avons consacré beaucoup de temps, a déjà fourni des résultats importants ; rappelons brièvement quelques-uns d'entre eux.

Stein avait attribué aux Flagellés un mode de reproduction par germes endogènes ; cette théorie était devenue classique. En 1886, il y a vingt-sept ans, nous donnions la preuve que ces germes endogènes appartenaient à un parasite dont le développement fut suivi en détail et qui reçut le nom de *Sphærita endogena*.

(1) P.-A. Dangeard : *Sur un nouveau parasite des Chrysomonadinées, le Lecythodytes paradoxus* (Comptes rendus Acad. des sc., 1er juin 1908).

Plus récemment, nous avons rectifié des interprétations également erronées au sujet de la reproduction des Amibes attaquées par les Nucléophages (1).

Cette question du parasitisme chez les organismes inférieurs n'a rien perdu de son actualité ; nous avons vu précédemment, à propos des Arcelles, à quels résultats on arrive lorsqu'on n'est pas suffisamment en garde contre les diverses manières d'être des parasites et leur mode d'action.

Il nous serait facile de relever dans la littérature récente relative à la Protistologie, un certain nombre d'erreurs semblables (2) ; d'autres se produiront fatalement et il ne faudra pas s'en étonner.

La description du *Lecythodytes paradoxus* n'a pas été obtenue sans difficultés : rarement nous nous étions trouvé en face d'un sujet aussi difficile et d'interprétation aussi délicate ; nous croyons cependant être arrivé à des résultats exacts. Afin d'aider ceux qui retrouveront cette intéressante espèce, nous donnerons ici tous les aspects que nous avons rencontrés en les groupant, autant que possible, dans l'ordre qu'ils occupent au cours du développement.

Le parasite s'est montré sur des cultures de *Chromulina* qui provenaient des bassins du petit jardin de Blossac à Poitiers ; l'espèce pouvait être identifiée avec le *Chr. Rosanoffi* son abondance à la surface de l'eau, son apparition rapide à certaines époques de l'année et surtout au printemps, avaient souvent intrigué le conservateur du jardin.

Woronin a montré (3) comment les cellules mobiles de cette Chrysomonadinée se réfugient à la surface de l'eau, cessent leurs mouvements, s'arrondissent et passent à l'état d'enkystement transitoire (Pl. XIV, fig. 5).

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoires sur les parasites du noyau et du protoplasma* (le Botaniste, série IV, 1894-1895, p. 199-249).

(2) R. Goldschmidt : *Lebensgesch. d. Mastigamöben* (Arch. f. Protist., Suppl. I, Iéna, 1907, p. 81).

(3) Woronin : *Chromophyton* (Bot. Zeit., 1880).

Ces *Chromulina*, sous la forme kystes, peuvent être comparés assez exactement à de petits ballons d'expérience qui flotteraient à la surface de l'eau, le goulot tourné vers le bas ; à l'intérieur de ces kystes, de nouveaux germes se produisent continuellement au moyen de bipartitions successives.

En se réfugiant ainsi au-dessus de l'eau, il semble que le *Chromulina* ait voulu se mettre à l'abri des nombreux ennemis qui, dans l'eau, le guettent et le dévorent; cet infiniment petit a réalisé, en sens différent, le but que poursuivaient nos ancêtres dans leurs habitations lacustres.

Malheureusement, il s'est trouvé un ennemi qui a su forcer la porte de l'habitation et qui, pénétrant par le goulot du ballon, s'attaque au *Chromulina* et à sa progéniture.

Ce parasite se présente, dans l'eau, sous la forme d'une zoospore allongée, amincie aux deux extrémités qui se terminent chacune par un long flagellum (Pl. XV, fig. 32) ; ces zoospores avancent presque en ligne droite en agitant leur flagellum d'avant. Le protoplasma est homogène et incolore, sauf vers le tiers postérieur du corps où se trouvent de petits granules réfringents. Ce sont ces zoospores qui, nageant dans l'eau, entrent par le goulot à l'intérieur des kystes du *Chromulina* ; elles y pénètrent d'autant plus facilement que leur corps est éminemment contractile et peut s'étirer et s'étendre comme celui d'une Amibe.

Comme nous le verrons plus loin, nous avons assisté à la formation de ces zoospores et à leur sortie dans l'eau ; mais nous devons ajouter que la pénétration de ces parasites à travers le goulot des *Chromulina* n'a pas été constatée directement ; nous avons simplement vu le parasite immédiatement après son passage, alors qu'il prend la forme sphérique.

Ce germe endogène n'occupe pas une position déterminée dans la cellule ; assez souvent le parasite reste au voisinage du col, mais on le trouve tout aussi bien sur le côté, au

milieu ou tout au fond de la bouteille (Pl. XIV, fig. 6-8).

Il est absolument impossible de suivre sur les cellules vivantes du *Chromulina* l'action du parasite : on n'arriverait même que difficilement à constater sa présence.

En employant les réactifs colorants, on peut au contraire voir tous les stades du développement ; l'hématoxyline, comme toujours, nous a donné d'excellents résultats, bien qu'elle colore plus ou moins la membrane de la cellule hospitalière ; les autres réactifs colorants ordinaires peuvent être aussi employés.

La distinction du parasite et de l'hôte se fait avec la plus grande netteté ; tandis que la Chrysomonadinée possède un protoplasma achromatique clair, avec granules de leucosine et fragments ou traces des chromatophores, le parasite montre un protoplasma beaucoup plus dense, légèrement chromatique (Pl. XIV, fig. 6-11) ; ce germe endogène dans les premiers stades a une forme sphérique.

Aucun doute ne saurait exister au sujet de la nature parasitaire de ces germes : chacun d'eux possède en son centre un noyau très net avec membrane nucléaire, nucléoplasme et nucléole.

La cellule hospitalière, de son côté, laisse voir pendant longtemps son propre noyau qui est ordinairement médian : ce noyau ressemble à celui des autres Chrysomonadinées ; le nucléole est très petit et le nucléoplasme achromatique (Pl. XIV, fig. 6-16).

Le parasite attaque les kystes du *Chromulina* à un stade quelconque de leur développement ; ainsi on rencontre les germes endogènes même au stade de la sporulation, alors que la cellule se divise en deux ou en quatre embryons (Pl. XIV, fig. 18-26).

Chaque cellule de *Chromulina*, en effet, dans les conditions normales, fournit deux ou quatre zoospores ; la première bipartition est longitudinale et la seconde lui est plus ou moins perpendiculaire. L'aspect est un peu, à ce moment,

abstraction faite du col, celui d'un sporange de *Polytoma* (Pl. XIV, fig. 18, 21, 23, 24) ; or les germes endogènes se rencontrent tout aussi bien dans ces sporanges que dans les cellules ordinaires ; la distinction entre le parasite et l'hôte reste toujours aussi nette.

Nous allons maintenant nous attacher à suivre le développement des germes endogènes.

Le parasite se nourrit en saprophyte tout au moins au début ; toutefois, à en juger par la présence de certains granules dans la zone externe, il serait aussi capable d'ingérer dans cette zone des particules alimentaires et de les y digérer.

Quoi qu'il en soit, le protoplasma de l'hôte disparaît progressivement et celui du parasite augmente d'autant ; la forme de ce dernier se modifie ; il n'est plus exactement sphérique et la surface devient plus ou moins irrégulière (Pl. XIV, fig. 12-17).

En même temps, le noyau commence à se séparer du cytoplasme dense et homogène par un intervalle incolore ; cette disposition va s'accentuer de sorte que l'élément nucléaire se trouve ainsi logé dans une sorte de chambre (Pl. XV, fig. 1-10).

Il est nécessaire de noter que, sous l'action parasitaire, la cellule du *Chromulina* subit en général une augmentation de volume notable, et aussi parfois des déformations.

Le parasite finit par s'incorporer tout le protoplasma de la cellule ; le noyau du *Chromulina* reste visible presque jusqu'à la fin ; il disparaît à son tour (Pl. XIV, fig. 12-17 ; Pl. XV, fig. 1-5).

Le *Lecythodytes* reste alors complètement seul dans la cellule qu'il a vidée de son contenu ; il n'a pas de membrane propre ; il a emprunté pour se protéger la coque du *Chromulina*. Nous avons comparé ce cas à celui du Bernard-l'Ermite.

On peut se rendre compte maintenant des difficultés que

présentait l'étude de cet organisme ; au stade où nous sommes arrivé, il ressemble tout à fait à un *Microgromia* ou à une espèce du genre *Platoum* ; on ne supposerait jamais que la coque qui entoure le protoplasma est celle d'un *Chromulina* plus ou moins modifiée et déformée, si les stades que nous avons décrits précédemment ne le prouvaient surabondamment.

Nous allons maintenant suivre le développement ultérieur de ce bizarre organisme.

Au centre, dans une chambre devenue assez large, se trouve logé le noyau ; son diamètre a augmenté ; le nucléoplasme est devenu plus ou moins chromatique et granuleux.

Bien que nous n'ayons pas réussi à suivre la division nucléaire, il paraît certain que la chambre qui renferme le noyau permet la formation du fuseau et la séparation des noyaux frères ; la couronne de protoplasma qui entoure cette chambre est, en effet, d'une densité telle qu'elle serait un obstacle aux phénomènes de mitose.

La première bipartition est transversale (Pl. XV, fig. 15) et la seconde lui est souvent perpendiculaire ; la division s'arrête là ou se continue jusqu'au stade seize (Pl. XV, fig. 18-28).

La multiplication se fait donc par une sporulation et le sporange donne naissance à un nombre variable de zoospores. Le nombre le plus fréquent est quatre ou huit ; mais certains sporanges fournissent seize zoospores. Les zoospores se forment par des bipartitions successives du protoplasma accompagnées chacune par une division correspondante du noyau. Pendant la sporulation, les noyaux sont situés directement au milieu du protoplasma.

Les zoospores s'agitent parfois longtemps dans la coque du *Chromulina* avant d'effectuer leur sortie. Nous avons été assez heureux pour observer le phénomène : elles se déforment comme des Amibes en traversant l'étroit goulot de la coque ; arrivées à l'extérieur, elles prennent assez rapidement cette

forme allongée en navette par laquelle nous avons commencé la description de cette espèce (Pl. XV, fig. 32 .

Les déformations de la coque sont surtout fréquentes au stade de la sporulation (Pl. XV, fig. 28, 30, 31).

L'épidémie causée par ce parasite présente un caractère de gravité exceptionnel : en trois ou quatre jours, des cultures prospères du *Chromulina* se trouvent décimées.

Exceptionnellement, deux parasites peuvent envahir la même cellule hospitalière ; leur développement suit alors une marche parallèle (Pl. XIV, fig. 10 ; Pl. XV, fig. 16-17).

Nous avons été très embarrassé au début pour préciser la position systématique de ce parasite. On aurait pu être tenté, à cause de la présence des sporanges, de le placer dans les Chytridiacées inférieures ou encore au voisinage des Monadinées zoosporées.

Nous sommes arrivé cependant à une autre conclusion ; nous pensons que le *Lecythodytes* doit prendre place à côté du genre suivant, à cause de l'identité de structure ; l'existence dans les deux genres d'une chambre nucléaire renfermant le noyau autorise le rapprochement qui se trouve encore justifié par la nature particulière du protoplasma qui entoure cette chambre.

Si on se reporte, d'autre part, au mémoire de Richard Hertwig sur le *Microgromia socialis* (1), on voit que la formation des embryons dans cette espèce n'est pas sans une certaine analogie avec la sporulation dans notre parasite.

Nous croyons donc que le *Lecythodytes paradoxus* est un Rhizopode voisin des Gromides qui a pris des caractères spéciaux à cause de son parasitisme. Nous nous expliquons ainsi que le cytoplasme du corps reste nu pendant toute l'existence de l'animal, ce qui est extrêmement rare parmi les êtres vivants. Quant à la présence des flagellums, elle ne saurait suffire ici à faire de l'organisme un Flagellé : les

(1) R. Hertwig : *Ueber mikrogromia socialis.*

embryons du *Microgromia socialis* ont aussi des pseudopodes d'allures flagelliformes, et personne ne songe cependant à les retirer du groupe des Rhizopodes.

2° *Lecythina stercorea* nov. g. nov. sp.

(Pl. XVI, fig. 1-35.)

Nous avons étudié cette espèce en mai 1908 ; elle s'est développée dans une décoction de crottin de cheval étendue d'eau.

La coque est sphérique ordinairement et d'un diamètre moyen de 20 μ ; elle est constituée par une membrane cutinisée sans structure apparente et elle communique avec l'extérieur par un col très court cylindrique (Pl. XVI, fig. 1).

Le cytoplasme renfermé dans cette coque est réfringent, homogène dans sa partie interne ; au voisinage de la membrane, il montre des granulations dont quelques-unes rougeâtres sont des résidus de la digestion ; parmi les autres, on reconnaît des bactéries qui ont été ingérées.

La couche superficielle du protoplasma est donc chargée des fonctions de digestion ; nous avons vu ainsi un granule qui a d'abord été expulsé hors du col à une faible distance ; il a été attiré de nouveau, repris dans le protoplasma ; nous avons pu le suivre un certain temps dans la zone corticale chargée de la digestion.

Nous avons essayé, mais sans succès, de voir comment les aliments se trouvaient attirés dans le col de cet organisme; ordinairement, chez les genres voisins, le cytoplasme proémine sous forme de pseudopodes filiformes ou de lobes ; ici, nous n'avons rien observé de pareil, quoique la chose se produise vraisemblablement.

La *structure* de cet organisme est assez particulière ; au centre, se trouve un noyau sphérique ordinaire ; le noyau comprend une membrane nucléaire, un nucléoplasme fine-

ment granuleux et un gros nucléole central ; c'est le stade de repos pendant lequel le diamètre du noyau ne dépasse guère 5 à 6 μ (Pl. XVI, fig. 1-5).

Tout autour du noyau existe un espace annulaire incolore qui est limité lui-même extérieurement par une couronne plus ou moins épaisse de protoplasma homogène, très dense et chromatique ; la limite est fort nette du côté interne ; elle l'est moins du côté externe, où le cytoplasme dense se relie insensiblement à la zone granuleuse externe chargée de la digestion. Cette couronne de cytoplasme chromatique est parfois interrompue à la partie postérieure du corps (Pl. XVI, fig. 5).

La *reproduction* se fait par une bipartition transversale du corps qui s'effectue à l'intérieur de la coque (Pl. XVI, fig. 30-35).

Le noyau commence par augmenter de diamètre ; il arrive alors à remplir tout l'espace annulaire incolore et sa surface touche alors directement au cytoplasme. On est alors conduit à supposer que cette chambre dans laquelle se trouve le noyau à l'état de repos est ménagée pour permettre plus tard l'augmentation de volume du noyau ; sans cette disposition, celui-ci viendrait se heurter à la résistance du protoplasma dont nous avons constaté la densité et la structure homogène (Pl. XVI, fig. 7-10).

Le diamètre du noyau atteint alors 10 à 12 μ, c'est-à-dire la moitié du diamètre total de la coque. Il n'existe pas beaucoup de cas chez les organismes unicelullaires où le volume du noyau soit devenu aussi considérable par rapport au volume total de la cellule.

Le nucléole pendant cette augmentation de volume a une tendance à se porter vers la surface, tandis que le nucléoplasme montre des granulations chromatiques nombreuses et distinctes (Pl. XVI, fig. 7-10).

C'est au début de ce stade que nous avons constaté l'existence d'un centrosome ; certains aspects pourraient faire

croire qu'il prend naissance à l'intérieur du noyau ; mais nous avons observé d'autres cas où il se montre nettement situé entre la membrane nucléaire et la zone de protoplasma chromatique (Pl. XVI, fig. 15). Nous croyons donc que, dans cette espèce, le centrosome est *extranucléaire*. Il est constitué par une sphérule homogène, peu chromatique, entourée d'une auréole incolore ; nous n'avons pas observé de radiations cytoplasmiques formant aster.

Les granulations chromatiques du noyau se présentent sous différents aspects, très nombreuses et très fines, moins nombreuses et plus grosses, dispersées régulièrement dans la masse ou réparties très inégalement ; elles sont parfois orientées en files régulières par rapport au nucléole (Pl. XVI, fig. 10). Leur nombre varie beaucoup sans que nous ayons pu établir un ordre régulier dans la succession de ces divers états.

Le centrosome, d'abord unique, se divise ; le corpuscule se sépare simplement en deux moitiés qui s'écartent lentement l'une de l'autre pour venir se placer aux deux pôles. (Pl. XVI, fig. 18-28).

Pendant que se produit la division du centrosome, les granules chromatiques diminuent sensiblement en nombre, et ils viennent se placer entre les deux centrosomes (Pl. XVI, fig. 26-28).

A ce stade, que nous assimilons à celui de la plaque équatoriale, le nucléole vient de disparaître ; la membrane nucléaire elle-même est devenue plus ou moins indistincte ; de plus l'anneau de cytoplasme chromatique s'est fendu en son milieu ; il forme ainsi deux sortes de couvercles qui recouvrent le noyau en division.

Il nous manque là un stade intéressant ; nous ignorons comment se sépare la chromatine au stade de la plaque équatoriale ; les aspects qui suivent ne montrent de chaque côté qu'une sorte d'amas chromatique provenant sans doute de la fusion des chromosomes (Pl. XVI, fig. 30) ; cet amas

est entouré d'une zone incolore qui se recouvre d'une membrane nucléaire ; les deux nouveaux noyaux sont reconstitués (Pl. XVI, fig. 31-35).

A la place de la masse chromatique, on retrouve plus tard le nucléole, alors que dans l'intervalle apparaissent de nouvelles granulations.

Si l'on s'en tenait aux apparences, il semblerait donc que ce sont les chromosomes qui fournissent les nouveaux nucléoles ; en réalité, il est probable que les chromosomes ne font qu'abandonner leur chromatine au nucléole.

Les centrosomes disparaissent à la fin de la division. Il est intéressant de constater la diminution de volume qui accompagne la reconstitution des nouveaux noyaux qui se trouvent replacés chacun au centre d'une chambre incolore (Pl. XVI, fig. 35).

Nous n'avons pas assisté à la sortie des deux individus provenant de la bipartition.

Tout est intéressant dans le développement de cet organisme.

1° La présence d'une chambre nucléaire, entourée d'une zone nette de protoplasma dense, constitue un caractère remarquable de cette espèce ; il pourra peut-être servir plus tard à constituer un groupe homogène parmi ces Rhizopodes. Nous avons déjà signalé une structure analogue dans le *Lecythodytes paradoxus*, ce qui nous fait admettre que les deux organismes sont voisins ; les différences qui les séparent résultent évidemment de l'existence parasite de ce dernier.

2° L'augmentation considérable de volume du noyau à la prophase, la présence d'un centrosome extranucléaire, la formation de la plaque équatoriale aux dépens des granules chromatiques, constituent un ensemble qui donne à la division nucléaire de cet organisme une place à part dans la téléomitose.

Ce genre est voisin des *Lecythium* et du genre Platoum.

IIIe PARTIE

LES FLAGELLÉS.

Dans cette troisième partie, nous étudierons un certain nombre de Flagellés, afin de pouvoir établir d'utiles comparaisons avec les Amœbiens et les Rhizopodes que nous venons de décrire.

Nous ne reviendrons pas ici sur la parenté des Amœbiens et des Flagellés ; on sait que ceux-ci ne sont autre chose que des Amibes chez lesquels un ou plusieurs pseudopodes se sont différenciés en flagellums. Il est facile de suivre directement cette transformation sur le vivant, dans le *Cercomonas* ; on assiste en quelques instants à la métamorphose d'un pseudopode ordinaire en un flagellum bien caractérisé. Dans d'autres Flagellés, comme les *Ciliophyrs*, l'organisme vit et se multiplie tantôt sous sa forme primitive de Rhizopode, tantôt sous celle de Flagellé (1).

Ce sont là, il est vrai, des espèces intermédiaires entre les deux groupes ; dans les Flagellés ordinaires, le corps, en général, possède une forme fixe ; les pseudopodes manquent et les flagellums persistent au moins pendant toute la vie active de la cellule (2).

La systématique des Flagellés est comprise de façon variable avec les auteurs.

Il ne peut être question à l'heure actuelle de conserver à ce groupe son ancienne extension, telle qu'on la trouve dans les grands ouvrages d'Ehrenberg, de Dujardin, de Stein, de Saville-Kent et de Butschli.

(1) P.-A. Dangeard : *Maladies des algues et des animaux* (le Botaniste, série II, p. 232).

(2) Stein : *Der Organismus des Infusionsth.*, III, *Flagellaten*, Leipzig, 1878.

Sous l'influence d'un mouvement auquel nous avons pris une part active, il a bien fallu reconnaître que certaines familles, comme les Volvocinées, les Chlamydomonadinées, les Polybléparidées, constituaient des familles d'algues inférieures.

Mais beaucoup de naturalistes, à l'exemple de Klebs, de Senn, etc., continuent à rattacher aux Flagellés des familles qui, comme les précédentes, possèdent, une nutrition végétale et doivent être considérées comme des familles d'algues ; ce sont les Chrysomonadinées, les Chloromonadinées, les Eugléniens, les Péridiniens.

Nous avons montré, à diverses reprises, qu'il y a là une erreur manifeste ; sans doute, ces êtres possèdent encore la plupart des caractères des Flagellés, leurs ancêtres ; mais la différenciation végétale y est nettement accusée ; cette différenciation a pour cause la disparition de la nutrition animale remplacée par la nutrition superficielle et la nutrition holophytique. L'apparition de ces caractères nouveaux, qui modifie l'organisme dans le sens végétal, marque le point de contact des familles d'algues inférieures avec les Flagellés ; elle indique l'origine de ces familles ; celles-ci doivent commencer avec la cause qui les a produites. Peu importe qu'à ce niveau il y ait quelques formes indécises, ayant encore un mode de nutrition animale ou saprophytique ; elles sont là, occupant la base de chaque famille d'algues inférieures, pour témoigner de la parenté de ces familles avec les Flagellés.

Ces idées se propagent peu à peu, et on commence à étudier, timidement il est vrai, les Eugléniens et les Péridiniens, parmi les Thallophytes, dans quelques traités classiques (1).

Une des plus récentes classifications proposées dans le vaste système des Protozoaires est celle de Max Hart-

(1) Strasburger, Noll. — *Lehrbuch der Botanik*, IXe édition, 1907.

mann (1) ; elle suit sur plusieurs points celle de Doflein (2).

La classe II, celle des *Mastigophora* de Diesing, comprend trois sous-classes : *Flagellata*, *Dinoflagellata* et *Cystoflagellata*.

Les *Flagellata* sont divisés en six ordres : *Protomonadina*, *Polymastigina*, *Binucleata* Hartmann, *Euglenoidea*, *Chromomonadina*, *Phytomonadina*.

Les autres classes de Protozoaires sont : I. *Rhizopoda*, avec les cinq ordres suivants : *Amœbina*, *Mycetozoa*, *Foraminifera*, *Heliozoa*, *Radiolaria*.

La classe III est celle des *Telosporidia* avec deux ordres : *Coccidia*, *Gregarinida*.

La classe IV est celle des *Neosporidia*, comprenant les *Myxosporidia*, *Microsporidia*, etc.

Ces quatre classes forment la série des *Plasmodroma* ; une autre série, celle des *Ciliophora*, comprend la classe des *Ciliata* et celle des *Suctoria*.

Si nous enlevons des *Flagellata* les ordres compris sous le nom *Euglenoidea*, *Chromomonadina* et *Phytomonadina* pour en faire des familles d'algues inférieures, il ne reste plus comme Flagellés proprement dits que les *Protomonadina*, les *Polymastigina* et les *Binucleata*.

L'ordre des *Binucleata* est fondé par Hartmann sur une particularité d'organisation sur laquelle il y a lieu de faire les plus extrêmes réserves.

On sait que chez les Trypanosomes, le flagellum s'insère sur un corpuscule chromatique qui est désigné par les uns sous le nom de centrosome, par les autres sous le nom de blépharoplaste ; le flagellum partant de ce nodule chromatique borde la membrane ondulante et présente en avant du corps une partie libre plus ou moins longue.

Or, Hartmann et Prowazek considèrent ce blépharo-

(1) Hartmann : *Das System der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. X, 1907, p. 139).

(2) Doflein : *Das System der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. I p. 169).

plaste comme un second noyau, et voici comment ils s'expriment à ce sujet (1) : « In der Trypanosomenzelle kommt neben dem eigentlichen Kern, den wir mit dem indifferenten Namen Hauptkern bezeichnen wollen, ein mit der Saumgeissel in Zusammenhang stehendes Kerngebilde der Blepharoplast vor. von dem auf entwicklungsgeschichtlichen Wege der Nachweis erbracht worden ist, dass er ein zweiter Kern ist, der die gleiche Zahl von Chromosomen und auch einen besonderen Teilungsapparat besitzt. Die Trypanosomenzelle ist zweikernig. Beide kerne unterliegen der Reduktion und es findet eine Doppelbefruchtung statt-es entstehen zunächst zwei Syncaryen, die dann miteinander zu einem Amphicaryon, einem gleichsam ineinandergeschachtelten Doppelkern, verschmelzen. Das Amphicaryon besitzt dann einen Innenkörper (Caryosom) sowie peripheres Chromatin neben Kernsaft und der bekannten achromatischen Substanz. Der Innenkörper besteht aus Plastin und Chromatin. Dieses Amphicaryon ist aber omnipotent, es kann nach Verlust des Blepharoplasts einen neuen Blepharoplast bilden. »

Nous avons tenu à citer ce passage en entier, parce qu'il résume bien les tendances nouvelles : l'ordre des *Binucleata* comprendrait les genres dans lesquels il existerait ainsi un second noyau qualifié de « noyau locomoteur » ; ce sont les genres *Trypanosoma*, *Crithidia*, *Trypanosplasma*, *Herpetomonas*, *Babesia* (*Piroplasma*), *Leihsmania*, *Hæmoproteus*, *Proteosoma*, *Plasmodium*, etc. De la sorte le groupe des Hématozoaires se trouverait remplacé par celui des *Binucleata*.

Nous n'hésitons pas personnellement à dire qu'on fait fausse route, comme dans la question des chromidies, et peut-être beaucoup seront-ils de notre avis, lorsque nous

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast.Caryosom und Centrosom* (Arch. f. Protist., Bd. X, p. 309).

aurons jeté un coup d'œil sur les rapports du système locomoteur avec le noyau, sur le mode de division de celui-ci, sur l'existence de Flagellés à deux noyaux et sur les faits d'autogamie et de reproduction sexuelle.

A

En février 1899, nous signalions (1) la présence chez les Chlamydomonadinées, à l'endroit d'insertion des flagellums, d'un petit nodule chromatique qui pouvait être comparé aux blépharoplastes rencontrés dans la spermatogenèse des Characées, Filicinées, Equisetacées, etc. ; de ce blépharoplaste partait un filet chromatique qu'on pouvait suivre plus ou moins loin, dans la direction du noyau.

Les zoologistes avaient vu, de leur côté, des formations analogues dans les spermatides des Sélaciens, de la Salamandre, du Rat, etc.

L'opinion au sujet de ces corpuscules était assez flottante : les uns voyaient dans les blépharoplastes de véritables centrosomes, alors que les autres les considéraient comme des formations indépendantes de ces derniers éléments.

Dès le début, nous avons fait remarquer que rien n'autorisait à considérer le blépharoplaste des Chlamydomonadinées comme un centrosome ; nous donnions au contraire les raisons qui militent contre cette assimilation.

En cette même année 1899, Plenge signalait une relation entre le noyau et le point d'insertion des flagellums, chez les zoospores des Mycétozoaires (2).

Un peu plus tard, en 1900 (3) et 1901 (4), nous indiquions

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, VIe série, février 1899, p. 178-180).

(2) Pflenge : *Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern* (Verh. d. nat.-med. Vereins z. Heidelberg N. F. G., Bd. III, Heft, 1899).

(3) P.-A. Dangeard : *Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (le Botaniste, 8e série, avril 1901).

(4) P.-A. Dangeard : *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, 8e série, avril 1901).

d'une façon plus complète les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez le *Polytoma uvella* ; du blépharoplaste part un mince filet chromatique ou *rhizoplaste* qui va se terminer sur la membrane nucléaire par un petit renflement ou *condyle*. Cette terminologie a été employée par plusieurs de ceux qui ont retrouvé cette disposition chez les Flagellés. Dans ce mémoire, nous insistions à nouveau sur l'impossibilité d'assimiler le blépharoplaste à un centrosome (1).

Deux ans après, Prowazek retrouvait avec quelques variantes ces mêmes relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez plusieurs Flagellés : *Mastigamœba*, *Cercomonas longicauda*, *Monas guttula* et *M. vivipara*, *Bodo* sp.

Dans ce même travail, Prowazek signalait le fait que chez une espèce de *Bodo*, les flagellums étaient en relation non avec le noyau lui-même, mais avec un gros corpuscule colorable, et il ajoutait même : « Dieses eigentumliche Geisselsackchen scheint sich frühzeitig vor der Kernteilung selbst rasch zu teilen (2). »

Cette disposition de l'appareil locomoteur des *Bodo* semblait devoir être comparée à celle que l'on trouve chez les Trypanosomes ; aussi Hartmann, en créant l'ordre des *Binucleata*, la signale-t-il comme tout à fait exceptionnelle chez les Flagellés ordinaires.

Nous pouvons, en anticipant sur les résultats de ce mémoire, donner l'explication de l'erreur de Prowazek : le corpuscule colorable sur lequel viennent s'insérer les flagellums est tout simplement, dans le genre *Bodo*, la vacuole contractile dont la paroi est chromatique.

Il ne faut donc pas voir là une sorte de second noyau locomoteur, analogue à celui que l'on veut attribuer aux Trypanosomes et aux genres voisins.

Il est bon de remarquer d'ailleurs que les avis sont par-

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 41.
(2) Prowazek : *Loc. cit.*, p. 199.

tagés au sujet du corpuscule colorable ou blépharoplaste des Trypanosomes.

La découverte de ce corpuscule colorable chez les Trypanosomes semble dater du travail de Wasielewski et Senn, publié en 1900 (1). Laveram et Mesnil considèrent ce corpuscule comme un centrosome (2), alors que Senn est opposé à cette conception (3).

Laveran et Mesnil maintiennent leurs conclusions précédentes au sujet de la nature centrosomique du blépharoplaste des Trypanosomes (4).

Léger décrit, en mars 1902, un nouveau parasite sous le nom de *Crithidia fasciculata* ; il trouve à la base du fouet un grain chromatique comparable à celui des Trypanosomes et il le considère comme centrosome (5). La même organisation se retrouve chez l'*Herpetomonas jaculum* d'après le même savant (6).

La question se complique, car Léger, dans ce dernier travail, assimile le granule chromatique à la partie du système désignée par nous sous le nom de condyle. « C'est le centrosome comparable à celui du Trypanosome (Laveran et Mesnil), et sans doute aussi au *condyle* de Dangeard, chez *Polytoma uvella* ».

C'est cet organe des Trypanosomes, assimilé par les uns

(1) Wasielewski et Senn : *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes* (Zeitsch. f. Hygiene und Infect, Bd. III, p. 444).

(2) Laveran et Mesnil : *Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes* (Comptes rendus Soc. de Biol., p. 329, 331, 1900).

(3) Senn: *Der gegenwartige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten* (Arch. f Prot., Bd. I, 1902, p. 344).

(4) Laveran et Mesnil : *Der Trypanosomes des Poissons* (Arch. f. Protist., Bd. I, 1902, p. 475).

(5) Léger : *Sur un flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis* (Soc. de Biologie, 22 mars 1902).

(6) Léger : *Sur la structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas* (Comptes rendus Acad. des sc., avril 1902).

au blépharoplaste, comparé par les autres au condyle, envisagé tantôt comme un centrosome, tantôt comme un élément spécial, que quelques-uns considèrent maintenant comme un second noyau ; sa présence suffirait à caractériser un ordre des Flagellés, celui des *Binucleata*.

Tous ceux que cette question intéresse trouveront des développements très complets dans le travail de Hartmann et Prowazek (1) ; le nucléole, devenu un caryosome, constitue un second noyau à l'intérieur du premier et l'association devient un « amphicaryon » : le caryosome peut sortir de cette association et devenir un blépharoplaste ou « noyau locomoteur ».

La discussion de cette théorie et des faits sur lesquels elle repose nous entraînerait beaucoup trop loin, mais il est évident qu'on se trouve en face de résultats qui ont lieu de surprendre les histologistes. Ainsi Rosenbusch, dans l'*Hæmoproteus*, décrit une structure du blépharoplaste qui est tout à fait semblable à celle d'un noyau (2) : ce blépharoplaste se divise avec un fuseau, des centrosomes, une plaque équatoriale et des chromosomes ; il se comporte à ce point de vue comme le noyau ordinaire.

Nous n'arrivons pas à comprendre cette transformation du petit granule chromatique qui est à la base du flagellum en noyau véritable, et plutôt que d'admettre encore cette différenciation, nous préférons supposer que les auteurs ont eu sous les yeux, à côté d'individus à un seul noyau, d'autres individus qui possédaient *deux noyaux ordinaires*.

Il y a lieu d'être d'autant plus prudent dans cette question du dualisme des noyaux que nous ne voyons rien qui puisse sérieusement être interprété en faveur de la nature

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast, Caryosom und Centrosom* (Archiv. f. Protist., Bd. X, p. 306).

(2) Rosenbusch : *Trypanosomen-Studien* (Arch. f. Protist., Bd. XV, 1909, p. 264).

nucléaire du blépharoplaste, dans les mémoires également récents de Berliner (1) et de Patton (2).

B

Si nous nous refusons à assimiler le blépharoplaste à un second noyau, il n'en est pas moins vrai qu'il existe des Flagellés possédant normalement deux noyaux.

Nous avons fait connaître cette structure en 1902 chez le *Trepomonas agilis* (3) ; nous supposions que cette organisation se retrouverait chez les autres *Distomata*.

Nos prévisions se sont trouvées réalisées; ainsi récemment, en 1907, Wenyon a décrit chez le *Lamblia intestinalis* la présence constante de deux noyaux (4) ; ces deux noyaux se retrouvent dans les kystes ; chacun de ces noyaux se divise de telle sorte que les kystes ont finalement quatre noyaux. L'auteur, qui a étudié l'*Hexamitus muris*, lui attribue un seul noyau ; ce noyau consisterait en deux masses de chromatine située de chaque côté de la partie antérieure du corps. Si Wenyon avait eu connaissance de nos recherches sur le *Trepomonas*, il n'eût pas hésité à reconnaître chez l'*Hexamitus* l'existence de deux noyaux.

Cette structure binucléée de certains Protozoaires a été comparée par nous à celle des articles du mycélium chez les Urédinées et les Basidiomycètes ; elle doit aboutir, comme chez ces Champignons, à une fusion nucléaire de nature sexuelle ; celle-ci, chez les *Distomata*, se produit très probablement lors de l'enkystement ; c'est de ce côté que devront s'orienter les recherches futures.

(1) Berliner : *Flagellaten-Studien* (Arch. f. Protist., Bd. XV, p. 298).

(2) Patton : *The Life cycle of a Species of Crithidia* (Arch. f. Protist., Bd. XV, p. 333).

(3) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomomas agilis* (Comptes rendus Acad. des sc., n° 26, t. CXXXV, 29 déc. 1902).

(4) Wenyon : *Observat. on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Arch. f. Protist., Suppl. I, 1907, p. 169).

La division des deux noyaux chez le *Trepomonas* a lieu simultanément ; c'est une mitose conjuguée de telle sorte que la fusion nucléaire, si elle se produit, a lieu entre noyaux de parenté très éloignée.

B

La petitesse des noyaux chez les Flagellés est telle en général qu'il est très difficile de suivre et d'interpréter tous les stades de la division.

Aussi est-on loin de s'entendre sur les détails de cette division.

Prowazek, en 1903, distinguait quatre types (1).

Dans le premier, le noyau ne possède point de nucléole « innenkorper », mais un simple réseau chromatique qui se sépare, à la faveur d'une karyokinèse très primitive, comme chez l'*Herpetomonas Lewissi*.

Dans le second type, le noyau possède un corpuscule chromatique central désigné faussement sous le nom de nucléole : il est entouré de suc nucléaire et limité par une membrane; lors de la division, le corpuscule central devient granuleux, prend la forme en biscuit et se sépare en deux avec la partie correspondante du noyau. Les deux moitiés en s'éloignant restent quelque temps réunies par un trabécule.

Ce mode de division est attribué aux *Bodo*, aux *Monas guttula* et *M. vivipara*, au *Mastigamœba invertens*.

Le troisième type est celui des Euglènes avec un nucléocentrosome, suivant le schéma de Keuten, que nous avons depuis modifié dans ce qu'il avait d'inexact (2).

Dans le quatrième type, le noyau se divise par karyokinèse: c'est celui que nous avions fait connaître par nos recherches

(1) Prowazek : *Flagellatenst.* (Arch. f. Protist., Bd. II, 1903, p. 203).

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Euglèniens* (le Botaniste, série VIII).

sur les *Chlamydomonadinées* et le *Polytoma uvella* (1).

Le troisième et le quatrième type indiqués par Prowazek sont bien connus : ils s'appliquent, comme on le voit, à des familles d'algues inférieures dérivées des Flagellés.

Mais on ne saurait en dire autant du premier et du second type.

Prenons, en effet, les *Monas*. Au moment où Prowazek leur attribuait une sorte de division directe, nous venions déjà de formuler la conclusion suivante (2) : « Le noyau du *Monas* se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose normale semblable à celle des Chlamydomonadinées. Nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères chez l'*Anthophysa vegetans*. »

Ce qui montre bien l'extrême difficulté du sujet, c'est que Prowazek, dans le mémoire qui vient d'être cité, place la division nucléaire des *Bodo* à côté de celle des *Monas* ; or nous verrons dans ce travail que les deux modes sont très différents.

Aussi trouve-t-on peu de renseignements sur le mode de division du noyau chez les Flagellés ordinaires.

Carl Burck, qui a étudié le noyau des Choanaflagellés, après avoir rappelé les renseignements fort incomplets fournis par Fisch et Francé, avoue qu'il n'a rencontré que trois stades de la division chez *Salpingoeca amphoridium* (3).

Il est facile de voir que ces stades ne permettent de tirer aucune conclusion.

Nous en dirons autant, mais pour une autre raison, de la division du noyau attribuée par R. Goldschmidt aux *Masti-*

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, série VI). — *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, série VIII, p. 1-58).

(2) P.-A. Dangeard : *Observations sur le Monas vulgaris* (Comptes rendus Acad. des sc., t. CXXXI, février 1903).

(3) Carl Burck : *Studien über einige Choanoflagellaten* (Arch. f. Prot., Bd. XVI, 1909, p. 175).

gella vitrea et *Mastigina setosa* ; le mémoire renferme incontestablement de bonnes figures de karyokinèse; mais l'auteur a mélangé sous le nom de *Mastigella* une foule de formes, et il est impossible de savoir si ces divisions s'appliquent à des Amibes ou à des Flagellés (1).

Berliner a fait de bonnes observations sur les phénomènes de mitose chez le *Copromonas major* (2) ; l'auteur, d'après les aspects qu'il a vus, attribue à cette espèce une mitose typique. Il y a lieu de faire quelques réserves au sujet de cette conclusion, mais il est juste d'ajouter que ces réserves ne sont possibles que grâce à la perfection même des figures données par l'auteur.

C

On a déjà décrit, chez les Flagellés proprement dits, quelques phénomènes d'autogamie et de reproduction sexuelle.

Nous ne parlons que pour mémoire du mode de sexualité attribué par Prowazek au *Monas vivipara* (3) ; il le compare à celui du *Polytoma uvella*, dont nous avons indiqué autrefois les principaux caractères (4) ; ayant trouvé des individus possédant deux noyaux, il a pensé qu'ils provenaient de la fusion de deux gamètes; en réalité, il s'agit d'un phénomène d'autogamie, comme nous en donnerons la preuve au cours de ce travail.

La reproduction décrite par Prowazek dans le *Trichomastix lacertæ* est un cas très remarquable d'autogamie (5). Le Flagellé forme un kyste qui ne possède au début qu'un

(1) R. Goldschmidt : *Lebengeschichte der Mastigamöben* (Arch. f. Prot., Suppl. I, p. 84).

(2) Berliner : *Loc. cit.*, p. 310.

(3) Prowazek : *Flagellatenstudien, loc. cit.*, p. 207.

(4) P.-A. Dangeard : *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (le Botaniste, 8e série).

(5) Voir Hartmann : *Autogamie bei Protisten, loc. cit.*, p. 279.

noyau ; ce noyau se divise en deux autres qui sont des « gametocytenkerne » ; ces noyaux sexuels, après formation de deux noyaux de réduction, se fusionnent en un noyau double de copulation.

Les phénomènes sont un peu différents, d'après le même savant, chez le *Bodo lacertæ* (1). D'abord, dans quelques cas très rares, il est vrai, il y a copulation de deux individus d taille différente qui s'enkystent en commun, mais le plus souvent la reproduction se fait par autogamie, à l'intérieur du kyste ; il paraît qu'à ce moment des vésicules de chromatine sexuelle sortent du noyau et se rassemblent ensuite en un noyau sexuel ; celui-ci se divise à son tour en deux « gametocytenkerne » qui donnent des noyaux de réduction et se fusionnent ensuite. Il y a sans doute dans cette description une part de vérité, à côté d'erreurs évidentes ; la formation d'un noyau sexuel aux dépens de vésicules chromatiques sortant d'un noyau ordinaire ne peut être admise sans autre vérification ; c'est aussi l'avis exprimé par Dobell (2), qui pense que les faits sont susceptibles d'une autre interprétation.

On ne peut rien dire de précis également au sujet de la reproduction du *Trichomonas intestinalis* ; d'après Schaudinn, il y aurait dans cette espèce une conjugaison de gamètes, alors que Prowazek et Bohne n'ont constaté que des phénomènes d'autogamie accompagnés d'une réduction chromatique (3).

Nous n'osons pas insister davantage sur la parthénogamie de l'*Hæmoproteus noctuæ* d'après Hartmann (4) ; il y a là une série de transformations qui s'écartent trop des règles

(1) Prowazek : *Unters. ub. einige parasitische Flagellaten* (Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt, Bd. XXI, 1904).

(2) Dobell : *Some Remarks on the autogamy of Bodo lacertæ* (Biol. Centr., Bd. XXVIII, 1908).

(3) Bohne et Prowazek : *Zur Frage der Flagellatendysenterie* (Arch. f. Prot., Bd. XII, p. 5).

(4) Hartmann : *Autogamie, loc. cit.*, p. 299.

ordinaires pour qu'on puisse leur donner actuellement une interprétation vraisemblable.

Nous arrivons enfin aux *Lamblia* qui seraient, d'après Hartmann (1), la forme sexuelle de l'*Hexamitus* ; nous avons déjà eu à parler de ces organismes à propos du travail de Wenyon, qui considérait ces genres comme distincts. Dans le *Lamblia intestinalis*, deux individus copulent dans un kyste commun ; mais on ignore encore les conditions exactes de la Caryogamie. Chez le *Lamblia muris*, la reproduction est autogame ; il n'existe pas de kyste de copulation.

Il est inutile d'ajouter, après ce court exposé, que nous nous trouvons en ce qui concerne tous ces genres en face de résultats très intéressants, mais fort incomplets ; un travail de revision sérieux s'impose, et nous sommes persuadé que celui qui l'entreprendra sans idée préconçue et sans hâte attachera son nom à un des chapitres les plus intéressants de la biologie des Flagellés. On sera étonné — si nos prévisions sont exactes — des modifications profondes qu'il sera nécessaire d'apporter à toutes ces descriptions.

Nous arrivons maintenant à nos propres observations sur la structure et le développement de quelques Flagellés.

Nous avons la conviction que l'on pourra arriver à établir, parmi ces Flagellés, des lignées phylogénétiques d'après le mode de division du noyau ; ce sont nos recherches sur le groupe des Eugléniens et des Chlamydomonadinées qui nous ont conduit à cette conception.

Les résultats que nous avons obtenus chez les Flagellés proprement dits n'ont pu que fortifier nos idées à cet égard ; aussi n'hésitons-nous pas à séparer dès maintenant le type des *Bodo* de celui des *Monas* ; ce dernier est le mieux étudié; il réunit le plus grand nombre de genres et d'espèces ; mais le premier par la suite groupera sans doute autour de

(1) Hartmann : *Autogamie*, *loc. cit.*, p. 302-303.

lui des organismes de transition nous conduisant du côté des Eugléniens.

Ire série. — La division nucléaire a lieu suivant le type de l'Amœba limax.

Ce mode de division semble être rare chez les Flagellés proprement dits ; nous ne l'avons rencontré que dans les espèces appartenant au genre *Bodo*.

On place dans ce genre un assez grand nombre d'espèces dont quelques-unes sont mal caractérisées.

Le corps est nu et peut subir de légères déformations amiboïdes ; à l'avant, se trouve une sorte d'échancrure au milieu de laquelle s'insèrent deux flagellums, l'un dirigé en avant, l'autre traîné à l'arrière ; ce dernier est le plus long. Les particules nutritives sont ingérées à l'avant de la cellule où se trouve parfois une sorte de petit bec.

1° *Bodo caudatus* (Duj.) Stein

(Pl. XVII, fig. 1-22 ; Pl. XVIII, fig. 1-13.)

Nous avons obtenu cette espèce en très grande abondance dans de l'eau de rouissage du chanvre ; nous l'avons retrouvée à diverses reprises dans des infusions, et en particulier dans une infusion de crottin de cheval.

Klebs a constaté (1) que cette espèce apparaît l'une des dernières ; ainsi, lorsqu'on place des vers cuits dans une infusion, ce sont les *Trepomonas*, les *Hexamitus* et un certain nombre d'autres formes qui se développent les premières ; puis, lorsqu'elles ont progressivement disparu, se montre alors le *Bodo caudatus*, souvent mélangé au *Polytoma uvella*.

Tous les auteurs qui ont étudié cette espèce ont constaté

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien*, Leipzig, 1892, p. 314.

son polymorphisme; on la reconnaît cependant assez facilement à l'ensemble de ses caractères.

Les dimensions sont de 12 à 22 μ en longueur sur une largeur de 6 à 10 μ.

Le flagellum d'avant est un peu plus court que le flagellum d'arrière; mais la différence est, somme toute, assez faible ; ils sont insérés dans l'échancrure et au fond.

Klebs pense que les deux flagellums ne s'insèrent pas exactement au même point ; celui d'avant serait au contact même du bec, alors que le second partirait du fond même de l'échancrure. Nos figures semblent confirmer cette opinion ; en tout cas, nous n'avons point observé de blépharoplaste comme il en existe chez beaucoup de Flagellés ; à plus forte raison, nous a-t-il été impossible de constater la moindre trace de rhizoplaste. Il faut en conclure que, dans le *Bodo caudatus*, les relations de l'appareil conducteur avec le noyau manquent ou sont moins apparentes que dans les Monadinées ordinaires (Pl. XVII, fig. 1-6).

Ces flagellums sont relativement assez gros ; nous avons remarqué qu'ils présentent après l'action de l'iode une sorte de striation transversale.

Le corps est aplati, comme foliacé ; Klebs y a reconnu une sorte de sillon longitudinal qui n'avait été vu ni par Stein, ni par Kent ; cette disposition n'est peut-être pas générale, car elle nous a échappé complètement.

Contrairement à ce qui existe chez la plupart des autres espèces, l'avant du corps est souvent plus large que l'extrémité postérieure ; on y remarque, en général, une sorte de petit bec ; la fixation par l'iode ou l'alcool permet de voir plus nettement cette sorte de rostre qui joue un rôle important dans la nutrition (Pl. XVII, fig. 5-6).

La nourriture consiste principalement en Bactéries qui sont accrochées par le bec et ensuite ingérées à cet endroit ; d'autres organismes, comme de petites Monades par exemple, peuvent être également absorbées au même endroit ;

Klebs a même constaté l'ingestion de cellules entières d'algues appartenant au genre *Chlamydomonas*.

Les bactéries se voient très peu à l'intérieur du corps, à cause de leur réfringence ; elles sont dispersées dans le cytoplasme et ne s'amassent point en pelotes dans des vacuoles digestives, ainsi que la chose se produit souvent par ailleurs ; aussi les individus ont-ils un aspect homogène ; quelques-uns possèdent cependant deux ou trois grandes vacuoles ordinaires, situées dans la partie postérieure de la cellule.

A la base des flagellums et presque au contact de leur insertion, se trouve une grande vacuole contractile qui a déjà attiré l'attention des observateurs, et en particulier de Klebs. Ce savant a remarqué qu'elle devient très nette après l'action de l'iode et qu'elle prend alors une teinte rougeâtre ; il a vu, d'autre part, sur des individus vivants et au voisinage immédiat de la vacuole, un globule très réfringent qu'il suppose être du glycogène ; cette substance, au moment de la fixation, remplirait la vacuole, ce qui expliquerait la coloration que prend celle-ci sous l'action de l'iode.

Nous avons fait, de notre côté, les observations suivantes : l'iode colore en teinte acajou foncé de nombreux petits granules qui entourent la vacuole comme d'une couronne ; la coloration de ces granules se fait très vite, alors que le protoplasma est encore complètement incolore ; nous serions assez disposé à considérer ces minuscules gouttelettes comme étant formées par du glycogène.

D'autre part, un certain nombre d'individus, dans nos cultures, montraient après l'action des réactifs colorants un corpuscule chromatique occupant à peu près la même place que la vacuole contractile et ayant sensiblement le même diamètre ; sa structure était homogène et il se colorait en rouge par le picro-carmin. Après bien des hésitations, nous supposons qu'il s'agit d'une Monade ingérée par le rostre (Pl. XVII, fig. 8).

Le *Bodo caudatus* se multiplie par une bipartition longitudinale ; les divisions sont surtout nombreuses dans le courant de la soirée, mais elles ont lieu cependant à toutes les heures de la journée. De cette division, les auteurs n'ont vu qu'une chose : les individus adhèrent par leur extrémité postérieure au substratum ; le corps s'élargit à l'avant, et une échancrure se produit qui s'étend de là progressivement jusqu'à l'arrière, amenant la séparation de la cellule en deux moitiés (Klebs).

Il nous a été possible de faire une étude histologique assez complète de la reproduction.

Le noyau occupe une position centrale ; il est situé dans l'axe même du corps ; à l'état de repos, il comprend un gros nucléole chromatique, une membrane nucléaire et une zone étroite de nucléoplasme incolore ; son diamètre est de 4 μ environ ; c'est la structure du noyau de l'*Amœba limax* ; ce sont aussi à peu près les mêmes dimensions (Pl. XVII, fig. 1-9).

Au moment où le noyau va se diviser, il augmente son volume, et dans la zone annulaire apparaissent des granulations qui se réunissent rapidement en un amas chromatique.

Le noyau comprend alors, en dedans de la membrane nucléaire du nucléoplasme incolore, le nucléole et l'amas chromatique dont il vient d'être question ; celui-ci a d'abord une forme en croissant ; il prend ensuite l'aspect anguleux polygonal (Pl. XVII, fig. 10-16).

Dans les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, le nucléole se colore maintenant en rouge ; l'amas chromatique en bleu foncé ; l'origine de ce dernier est difficile à établir : il semble que la substance du nucléole primitif qui se colorait comme la chromatine se soit séparée en deux : une substance nucléolaire proprement dite qui se colore en rouge par le picro-carmin, et la chromatine qui se colore en bleu et qui imprègne les chromosomes ; ceux-ci

sont encore réunis en une masse irrégulière (Pl. XVII, fig. 16).

Le nucléole et cette partie chromatique sont situés l'un et l'autre dans l'axe du corps, le nucléole orienté du côté de l'avant.

On voit ce nucléole s'allonger perpendiculairement à l'axe et se renfler à ses deux extrémités; il ressemble à un haltère. Après séparation, les deux moitiés du nucléole constituent deux corpuscules polaires analogues à ceux de l'*Amœba limax*; mais leur sensibilité aux réactifs est devenue de plus en plus faible (Pl. XVII, fig. 16-22).

La masse de chromatine qui représente les chromosomes a pris l'aspect d'un gros bâtonnet placé entre les deux corpuscules polaires ; cette masse est souvent dédoublée dans le sens de la longueur, de sorte qu'on serait tenté d'attribuer deux chromosomes à l'espèce (Pl. XVII, fig. 17-18).

Si cette séparation de la masse de chromatine en deux bâtonnets est fréquente, nous devons noter cependant qu'elle n'est pas générale ; nous avons vu des cas où il existe au moins trois bâtonnets (Pl. XVIII, fig. 3).

Ce stade correspond évidemment à celui de la plaque équatoriale; mais, par suite de la grosseur des corpuscules polaires, l'ensemble du fuseau a un contour elliptique.

La bipartition des bâtonnets de chromatine qui représentent les chromosomes se fait transversalement ; chaque bâtonnet se coupe en deux en son milieu.

Nous devons mentionner le fait que l'amas de chromatine se sépare quelquefois en deux moitiés sans s'être au préalable différenciée en bâtonnets (Pl. XVII, fig. 19-21).

A l'anaphase, on observe également plusieurs manières d'être qui montrent bien que nous sommes en présence d'un mode de karyokinèse assez primitif (Pl.XVIII, fig. 1-12).

S'il existe dans chaque groupe des bâtonnets, ceux-ci prennent la forme d'un coin, lorsque les corpuscules polaires commencent à s'éloigner l'un de l'autre ; nous les

avons vus même plusieurs fois se fragmenter temporairement en quelques granulations qui se réunissent ensuite en une seule masse compacte d'aspect conique ; on a ainsi deux cônes de chromatine qui sont réunis par leur pointe effilée.

Ce même aspect est obtenu directement parfois lorsque la masse chromatique a subi une simple bipartition, sans différenciation en bâtonnets et en granules.

Jusqu'ici, la cellule n'a pas montré de grands changements dans sa forme ; son contour est simplement plus arrondi ; le rostre se voit encore au moins dans certains individus ; il en est de même des deux flagellums et de l'échancrure antérieure (Pl. XVIII, fig. 1).

Nous avons même constaté qu'à ce stade, le fuseau n'était pas toujours exactement perpendiculaire à l'axe du corps ; sa direction se rapprochait de celle de l'axe, et l'un des corpuscules polaires se trouvait ainsi au voisinage des flagellums (Pl. XVIII, fig. 5-6).

Le corps maintenant va devenir à peu près sphérique et la séparation des deux amas de chromatine ne va pas tarder à s'effectuer ; la cellule s'élargit comme sous la poussée du fuseau ; les deux corpuscules polaires, en effet, viennent de chaque côté toucher à la surface, et le mince filet qui maintenait encore faiblement les deux cônes de chromatine se rompt en son milieu (Pl XVIII, fig. 7-12).

Les deux nouveaux noyaux vont se reconstituer : chacun d'eux possède alors la structure qu'il avait à la prophase ; la masse de chromatine est plus ou moins conique au début, mais elle s'aplatit ensuite ; chaque corpuscule polaire va donner la masse principale du futur nucléole ; les différences de sensibilité aux réactifs sont encore très tranchées ; la chromatine se colore en bleu foncé par l'hématoxyline, alors que le nucléole prend une teinte rougeâtre par le picro-carmin (Pl. XVIII, fig. 12).

Les stades de reconstitution comparés à ceux de la pro-

phase sont identiquement les mêmes, mais ils se font en sens inverse.

Ainsi l'amas de chromatine disparaît au profit du nucléole ; la substance achromatique du fuseau s'espace régulièrement autour de ce nucléole et la membrane nucléaire se reforme. A vrai dire, cette membrane n'avait jamais totalement disparu ; pendant toute la division, elle établissait une limite assez nette entre les deux nucléoles ou corpuscules polaires et le cytoplasme.

Lorsque les deux noyaux ont ainsi repris le stade de repos, la bipartition du corps est sur le point d'être terminée ; l'échancrure s'étend vers la partie postérieure du corps, où se trouvent quelques vacuoles, et de chaque côté on aperçoit les deux groupes de flagellums.

Il nous est impossible de dire comment naissent les nouveaux flagellums, et quel est le mode de répartition des anciens ; nous admettons ici comme pour les autres Flagellés que ces organes ne subissent jamais de bipartition, mais poussent à la surface du corps à la façon d'un pseudopode.

La division du noyau que nous venons de décrire chez le *Bodo caudatus* est extrêmement intéressante au point de vue théorique.

Il s'agit évidemment d'un mode de karyokinèse très primitif, d'un essai vers l'individualisation des chromosomes et la répartition égale de la chromatine.

Le nucléole du noyau au stade de repos semble avoir ici une nature complexe ; il contient à la fois la substance nucléolaire et la chromatine des chromosomes.

La substance nucléolaire se comportera comme chez les Eugléniens ; elle a des propriétés cinétiques ; le nucléole séparé en partie de sa chromatine formera les deux corpuscules polaires qui rappellent de si près les centrosomes des mitoses normales.

La chromatine, de son côté, tend à former de véritables chromosomes ; sans doute, dans certains cas, la masse se

sépare simplement en deux moitiés. Mais lorsqu'il y a formation de bâtonnets, la ressemblance avec des chromosomes est frappante ; la répartition de la chromatine se trouve assurée plus exactement.

Klebs a décrit un assez grand nombre d'espèces dans ce genre (1) ; il les a réparties en deux sections d'après la longueur relative des deux flagellums.

Dans la section A, le flagellum postérieur est au moins deux fois plus long que le flagellum antérieur. On y trouve le *Bodo minimus* Klebs, le *Bodo saltans* Ehr., le *Bodo globosus* Stein.

Dans la section B, le flagellum postérieur est seulement un peu plus long que le flagellum antérieur. Nous y rencontrons *Bodo edax* Klebs, *Bodo celer* Klebs, *Bodo caudatus* (Duj.) Stein, *Bodo mutabilis* Klebs, *Bodo repens* Klebs, *Bodo angustatus* (Duj.) Butschli.

Il existe encore un certain nombre d'espèces voisines plus ou moins caractérisées qui ont été décrites tantôt sous le nom de *Bodo*, tantôt sous ceux de *Diplomastix* ou d'*Heteromita* (2.)

Nous avons eu l'occasion de rencontrer dans nos cultures beaucoup de formes appartenant à ce genre *Bodo* ; il nous était impossible de songer à les étudier toutes au point de vue histologique ; cependant nous avons voulu chercher si le mode de division nucléaire que nous venons de décrire dans le *Bodo caudatus* se retrouvait chez les autres espèces.

1° *Bodo ovatus* Stein (3).

(T. VIII, fig. 1-9).

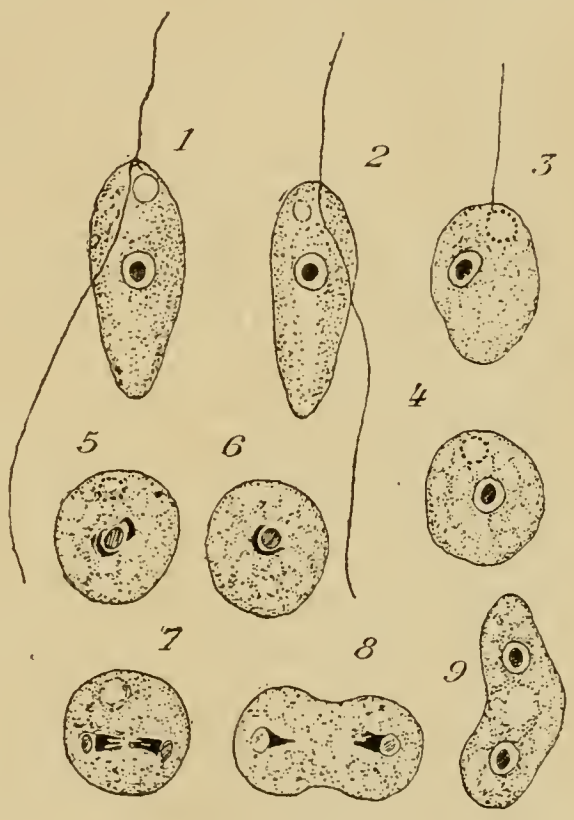
Nous rapportons à cette espèce une forme qui s'est développée en abondance dans une infusion de crottes de poules.

(1) Klebs : *Flagellatenstudien*, *loc. cit.*, p. 309.
(2) Kent. S. : *A Manual of Infusoria*, London, 1880-1882. — Stein : *Loc. cit.*
(3) Stein : *Loc. cit.*, t. II, III, fig. 1-6.

La longueur du corps variait entre 12 et 16 μ sur une largeur de 6 à 8 μ ; certains individus étaient presque cylindriques, mais d'autres en plus grand nombre avaient le corps ovale.

Le flagellum d'arrière était environ deux fois plus long que le flagellum d'avant (T. VIII, fig. 1-2) ; cette espèce doit donc prendre place dans la 1re section de Klebs, à côté du *Bodo globosus*.

Il m'a paru que les deux flagellums s'inséraient au voisinage du même point et presque au contact de la vacuole contractile ; celle-ci présente également ici des caractères particuliers ; avec l'hématoxyline et le picro-carmin, sa surface se montre souvent colorée en rouge, alors que l'intérieur reste incolore.



T. VIII. *Bodo ovatus*, fig. 1-9.

Les divers stades de la division du noyau sont exactement ceux que nous avons décrits pour le *Bodo caudatus*.

Le noyau occupe une position centrale ; il possède un gros nucléole chromatique entouré d'une zone incolore (T. VIII, fig. 3-4).

A la prophase, le nucléole abandonne sa chromatine, qui se montre autour du nucléole avec la forme en croissant (T. VIII, fig. 5-6).

Tandis que les deux moitiés du nucléole se portent aux pôles, le croissant de chromatine qui représente les chromo-

somes se redresse en bâtonnet ; c'est ce bâtonnet qui se divise à son ; tour les deux moitiés, au moment de la séparation, ont la forme d'un coin et cette apparence caractérise les derniers stades de l'anaphase (T. VIII, fig. 7-8).

La reconstitution des noyaux et la séparation des deux individus se font comme dans le *B. caudatus*.

3° *Bodo edax Klebs.*

(Pl. XVIII, fig. 14-27.)

Nous rapportons à cette espèce une forme dans laquelle nous avons pu également, malgré les faibles dimensions du corps, suivre la division du noyau dans ses rapports avec la bipartition des individus.

La longueur est de 12 à 15 μ, la largeur de 6 à 7 μ.

La face qui porte les flagellums est plate, alors que l'autre face est bombée surtout à la partie postérieure ; la vacuole contractile se trouve près du point d'insertion des flagellums et le noyau est central (Pl. XVIII, fig. 14-18).

On conçoit qu'il n'est pas facile, sur un organisme aussi petit, de suivre les détails de la mitose : nous n'avons vu que quelques stades assez peu démonstratifs de la prophase ; mais, par contre, nous avons pu reconnaître tous les stades de l'anaphase ; en particulier, les deux corpuscules polaires accompagnés chacun de leur masse chromatique se détachaient avec la plus grande netteté (Pl. XVIII, fig. 21-24).

La largeur du corps, au début de la bipartition, ne dépasse guère 12 μ.

La vacuole contractile est limitée par une surface qui se colorait parfois en rose avec l'hématoxyline et le picro-carmin ; au moment de la division, on en aperçoit une au voisinage de chaque corpuscule polaire lorsque les préparations sont réussies : ces deux vacuoles proviennent sans doute de la vacuole unique primitive.

Il est plus difficile de dire comment se comportent les

flagellums ; il semble que chaque moitié du corps emporte un des anciens et que le second apparaît par nouvelle formation.

Nous avons suivi la bipartition de deux individus de cette espèce (Pl. XVIII, fig. 26) ; elle a lieu très rapidement. Nous avons compté six à sept minutes depuis le moment où on aperçoit les premiers symptômes du dédoublement jusqu'à la séparation finale. Pendant ce temps, nous n'avons vu qu'un flagellum pour chaque moitié ; ils sont d'abord rapprochés, puis ils gagnent progressivement les côtés de façon à se montrer aux deux extrémités d'un même diamètre.

Si on n'assistait qu'au dernier stade de la bipartition (Pl. XVIII, fig. 26), celui où le mince trabécule qui réunit les deux moitiés s'étire et finalement se rompt, on pourrait croire que la division est transversale. Mais le déplacement des flagellums indique bien qu'il s'agit d'une division longitudinale, ce qui résulte d'ailleurs de l'étude des phénomènes de mitose.

En résumé, il ressort nettement de ces recherches que les espèces du genre *Bodo* ont un mode de division du noyau analogue à celui de l'*Amœba limax*.

Nous nous trouvons en présence d'une lignée phylogénétique d'un caractère tout à fait intéressant.

Il y aura lieu de rechercher si tous les représentants du groupe des *Bodonina* Butschli (1) montrent ce même mode de division.

Nous avons montré ailleurs que tous les Eugléniens ont évolué avec un mode de division du noyau identique chez tous les genres et toutes les espèces (2).

Il est déjà évident pour nous qu'il existe chez les Flagellés une série qui a évolué avec ce mode de mitose que nous venons d'étudier chez les *Bodo*.

(1) Butschli : *Protozoen in Bronn, Klassen den Thierreichss*, Bd. I.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, série VIII, p. 97-357).

Nous allons mettre en parallèle maintenant un autre ensemble de Flagellés chez lesquels la division nucléaire a lieu par téléomitose comme dans l'*Amœba Gleichenii*.

2e série. — La division nucléaire a lieu suivant le type de l'Amœba Gleichenii.

Nous commencerons par l'étude d'un type appartenant aux Rhizomastigacées.

Senn (1) réunit sous ce nom les genres *Actinomonas*, *Pteridomonas*, *Mastigamœba*, *Dimorpha* et *Cercobodo*, tandis que Klebs n'y fait entrer que les deux genres *Mastigamœba* et *Dimorpha* (2).

Une discussion sur les affinités de chacun de ces genres serait actuellement sans objet ; nous pourrons plus utilement revenir sur cette question quand nous aurons étudié avec détail un représentant de ce groupe.

Cercomonas longicauda Duj.

(Pl. XIX, fig. 1-25.)

Cette espèce a été rangée par Klebs dans le genre *Dimorpha* et par Senn dans le genre *Cercobodo* ; on la rencontre très fréquemment dans les infusions.

Le corps se montre sous divers aspects ; la forme que l'on peut considérer comme normale est pourvue de deux flagellums.

Le corps a parfois un contour très régulier et présente une forme ovale, plus rarement presque globuleuse ; les flagellums s'insèrent au même point, tout à fait à l'extrémité antérieure. Dans quelques individus, nous avons vu nettement un rhizoplaste allant jusqu'au noyau, mais le fait semble plutôt rare (Pl. XIX, fig. 1.)

(1) Senn : *Flagellata* (Die naturl. Pflanzenf. I Theil. I Abth., Leipzig, 1900, p. 113).

(2) Klebs: *Loc. cit.*, p. 294.

La longueur est de 20 à 30 μ sur une largeur de 14 à 15 μ.

Les deux flagellums sont à peu près d'égale longueur ; celui d'avant s'agite de droite à gauche pendant le mouvement, alors que l'autre est traîné à l'arrière.

Klebs a vu deux vacuoles contractiles au voisinage des flagellums chez plusieurs individus ; mais d'autres individus montraient ces vacuoles beaucoup plus bas, et quelques-uns n'en possédaient qu'une.

Il faut croire que cette espèce offre à cet égard de nombreuses différences, car nous avons remarqué plusieurs fois que le nombre des vacuoles pouvait s'élever jusqu'à six, distribuées irrégulièrement dans tout le cytoplasme, et elles nous ont paru toutes également contractiles (Pl. XIX, fig. 5).

Le cytoplasme est finement granuleux, ainsi que l'a décrit Klebs.

Nous allons maintenant rappeler les principales transformations qu'on observe dans cette espèce.

Très souvent, la partie postérieure du corps se déforme et s'allonge en pseudopodes plus ou moins nombreux semblables à ceux d'une Amibe (Pl. XIX, fig. 3-4) ; dans ce cas, l'un des flagellums peut disparaître complètement ; il se reforme plus tard au moyen d'un pseudopode qui s'étire en filament.

Nous ne reviendrons pas sur cette transformation de pseudopodes en flagellums que nous avons décrite autrefois ; mais nous signalerons ce fait assez curieux d'un individu qui, au lieu des deux flagellums ordinaires, possèdait des prolongements filiformes plus nombreux, les uns dirigés en avant, les autres orientés vers la partie postérieure du corps (Pl. XIX, fig. 7-10).

Le noyau est rarement central ; il se trouve ordinairement vers le premier tiers antérieur ; comme structure, il présente une membrane nucléaire, une zone de nucléoplasme incolore et un gros nucléole central (Pl. XIX, fig. 1).

La division est longitudinale ; elle n'a pas lieu par étirement et rupture d'un long trabécule, comme dans les *Bodo* ; la séparation se fait au moyen d'une échancrure et les deux groupes de flagellums se voient dès le début ; c'est ce qui explique que certains individus d'apparence normale possèdent quatre flagellums. Nous avons reproduit une de ces divisions observée à 10 h. du matin et qui s'est achevée en quelques minutes (Pl. XIX, fig. 11-12).

La petitesse du noyau est telle qu'il n'est pas facile d'interpréter tous les stades ; on peut dire cependant qu'il s'agit d'une téléomitose semblable à celle de l'*Amœba Gleichenii*, mais moins nette en ce qui concerne le rôle et la manière d'être du nucléole.

A un moment donné de la prophase, il est remplacé par quatre ou cinq granulations chromatiques qui représentent les chromosomes (Pl. XIX, fig. 13-14.)

On observe la formation d'un fuseau, un stade de la plaque équatorial avec dédoublement des chromosomes, un stade tonnelet (Pl. XIX, fig. 15-28).

Jusque-là, on ne voit aucune trace de bipartition du corps ; celui-ci est encore plus ou moins globuleux.

Nous assistons alors à la reconstitution des nouveaux noyaux (Pl. XIX, fig. 22-25) ; la substance achromatique disparaît entre chaque groupe de chromosomes ; ceux-ci deviennent indistincts ; chaque noyau se montre alors comme un simple corpuscule chromatique ; c'est à ce moment précis qu'a lieu la séparation du corps en deux nouveaux individus. La chromatine va se condenser en un nouveau nucléole et le noyau reprend sa structure normale.

Tous les auteurs s'accordent à regarder les *Cercomonas* et les autres Rhizomastigacées comme établissant la transition avec les Rhizopodes et les Amibes en particulier.

Or nous voici en présence d'un *Cercomonas* dont le noyau se divise comme celui de l'*Amœba Gleichenii*, alors que le

noyau des *Bodo* se comporte exactement comme celui de l'*Amœba limax*.

Si nos vues sont exactes, il y a là le point de départ de deux lignées phylogénétiques indépendantes qu'il s'agira maintenant de faire mieux connaître.

Dans ce cas, les affinités des *Cercomonas* et des *Bodo* seraient loin d'être aussi étroites que le pensait Krassilschikts (1) et aussi Klebs, puisque, dans notre opinion, les deux genres se trouvent sur deux lignes différentes de l'évolution.

Nous avons dû nous contenter de signaler l'existence du rameau qui part de l'*Amœba limax* et se continue avec les Bodoninées en se dirigeant peut-être du côté des Euglériens ; nous allons maintenant suivre celui qui montre dans ses représentants la téléomitose normale ; il commence avec les *Cercomonas*, se retrouve chez les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Genre *Monas*.

Les *Monas* présentent des difficultés particulières dans leur détermination.

Senn place dans ce genre (2) des espèces ayant le corps sphérique ou ovale, à contour faiblement amiboïde, ayant de 2-3 μ. Il existe deux flagellums insérés à l'avant, dans une sorte de petite encoche : l'un est de la longueur du corps environ, l'autre est court, il a 1/3-1/6 de la longueur du corps. Francé a dessiné une collerette pour le *Monas vivipara* et le *Monas vulgaris* (3). Senn attribue cette interprétation à une erreur due à l'existence de deux flagellums courts accompagnant le long flagellum médian et qui ont

(1) Krassilstschik : *Ueber eine neue Flagellate Cercobodo laciniægerens* (Zool. Anz., 1886).

(2) Senn : *Loc. cit.*, p. 131.

(3) Francé : *Der organismus der Choanoflagellaten*, Budapest, 1897.

été figurés par Stein dans le *Monas guttula* et le *Monas vivipara* (1).

Mais Prowazek, qui a étudié le *Monas vivipara*, n'a vu qu'un petit flagellum à côté du grand, et nous avons fait la même constatation dans le *Monas vulgaris*.

Le protoplasma renferme des globules d'huile et aussi une substance analogue à la leucosine : une vacuole contractile se trouve à l'avant ; l'arrière du corps se prolonge chez certaines espèces en un pseudopode ou une sorte de pédicelle. Le *Monas sociabilis* Meyer forme parfois des colonies d'individus réunis en rosette.

On ne savait rien, avant nos recherches, du mode de divisions du noyau.

Nous allons voir que de nombreux problèmes intéressants se posent à l'occasion du développement de ces Flagellés en ce qui concerne leur structure, leur mode de sexualité, leur développement.

Monas vulgaris.

(Pl. XX-XXII.)

Nous avons présenté à l'Académie des sciences, dans sa séance du 2 février 1903 (2), une note sur cette espèce : nos conclusions étaient les suivantes :

1° La bipartition du corps est longitudinale ; elle est accompagnée d'une croissance rapide, dans la partie antérieure du corps qui a pour résultat d'amener en opposition les deux extrémités des cellules-filles.

2° Le noyau se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose semblable à celle des Chlamydomonadinées ; nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères chez l'*Anthophysa vegetans*.

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. I-II.

(2) P.-A. Dangeard : *Observations sur le Monas vulgaris* (Comptes rendus Acad. sc., n° 5, t. CXXXVI).

3° Le blépharoplaste et le rhizoplaste sont très apparents dans le *Monas vulgaris* ; on ne saurait assimiler le premier de ces organes à un centrosome, puisqu'il reste inclus dans l'ectoplasme pendant la téléomitose.

La même année, mais quelques mois plus tard, Prowazek publiait une étude sur les Flagellés (1) ; on y trouve d'excellentes choses sur le mode d'insertion des flagellums chez plusieurs Flagellés, et aussi sur la structure du noyau ; nous aurons cependant à formuler des réserves sur un certain nombre des conclusions.

En ce qui concerne les *Monas* par exemple, Prowazek admet que le noyau de ces êtres se divise par amitose, alors que nous venions d'annoncer l'existence d'une karyokinèse normale.

Ayant distingué 4 types de structure dans le noyau des Flagellés, Prowazek range le noyau des *Monas* dans la seconde catégorie ainsi caractérisée : « Blaschenkerne mit einem stark farbbaren « Innenkorper » der falschlich immer wieder Nucleolus genannt warde, einer kernsaftzone mit einem mehr oder weniger deutlichen Gerust und einer kernmembran, die oft nur als ein enifacher kontur nachweisbar ist (2). »

Dans ces noyaux, au moment de la division, on verrait le corpuscule central persister et s'allonger en biscuit, avant de se séparer en deux moitiés ; il n'existerait pas de chromosomes. Or, dans l'étude qui va suivre et qui n'est que le développement avec figures de notre note de 1903, nous allons pouvoir suivre tous les détails d'une karyokinèse ordinaire.

Le *Monas* que nous avons étudié s'était développé en très grande abondance dans une infusion de foin ; il est assez voisin du *Monas vivipara*, mais il ne possède ni point oculi-

(1) Prowazek : *Flagellatenstudien* (Arch. fur. Protistenk., 2e partie, t. II, 1903).

(2) Prowazek : *Loc. cit.*, p. 203.

forme ni pédicelle postérieur : nous l'avons rapporté au *Monas vulgaris*.

L'organisation de ce *Monas* est très simple : c'est une sphère de protoplasma ayant 8 à 12 μ de diamètre. Si la forme globuleuse est la plus fréquente et rappelle celle du *Monas guttula* Ehrbg., il est cependant des individus qui ont le corps plus ou moins ovale ou elliptique.

A l'avant, se trouvent deux flagellums d'inégale longueur : l'un est égal à près de deux fois la longueur du corps ; le second ne dépasse guère la moitié de cette même longueur (Pl. XX, fig. 1-9).

On admettait que les *Monas vivipara* et *vulgaris* possédaient deux flagellums accessoires au lieu d'un seul, or Prowazek n'en figure qu'un pour le *Monas vivipara*, et notre espèce n'en possédait certainement qu'un seul également.

Les deux flagellums sont insérés au même point sur un petit nodule colorable inclus dans la couche corticale ou ectoplasme ; le noyau se trouve à une faible distance au-dessous du blépharoplaste ; il est relié à celui-ci par un cordon chromatique plus ou moins épais qui représente le rhizoplaste.

Nous avons trouvé exceptionnellement chez un individu deux blépharoplastes, ce qui correspondait à un écartement anormal de deux flagellums (Pl. XX, fig. 6).

En dehors de la vacuole contractile antérieure, il existe une ou plusieurs vacuoles d'inégale grandeur ; assez souvent, toute la partie postérieure du corps est occupée par une très grande vacuole, de sorte que le cytoplasme granuleux se trouve seulement dans la moitié antérieure ; parmi les autres vacuoles, on en trouve qui sont remplies par des amas de bactéries : ce sont des vacuoles digestives (Pl. XX, fig. 8).

Nous n'avons pas remarqué chez cette espèce la tendance à la formation d'une sorte de pédicelle à l'arrière, comme la chose existe pour le *Monas vivipara*.

Le noyau, comme nous l'avons vu, est situé au voisinage du point d'insertion des flagellums ; il est sphérique ; sa structure à l'état de repos est la suivante : on y distingue une membrane nucléaire, une zone plus ou moins épaisse de nucléoplasme incolore et un nucléole central de grosseur variable.

Nous allons maintenant indiquer les détails de la division.

Nous représentons fig. 11-18 (Pl. XX) les aspects successifs de la division observés sur le vivant : ils nous permettront de mieux comprendre les changements d'ordre histologique qui se produisent en même temps.

L'individu en division possédait déjà ses deux groupes de flagellums éloignés l'un de l'autre : dans chaque groupe, le flagellum le plus long s'agitait constamment en se contournant en hélice, et à quelque distance du point d'insertion se trouvait une vacuole contractile ; chaque vacuole apparaît pour disparaître brusquement dans l'espace de 10 à 20 secondes. Le cytoplasme est homogène et incolore entre les deux groupes de flagellums ; c'est là que se trouve le noyau en division ; au-dessous se trouve du protoplasma granuleux. Le déplacement des points d'insertion des flagellums qui s'éloignent l'un de l'autre jusqu'à se placer dans le prolongement du même axe indique pour chaque instant de la division la position exacte de la partie antérieure de chaque zoospore. Au bout d'un 1/4 d'heure, la bipartition était terminée ; les deux nouveaux individus s'éloignaient l'un de l'autre après étirement et rupture du mince trabécule qui les réunissait.

Examinons maintenant comment se comporte le noyau pendant cette bipartition.

A la prophase, le nucléole disparaît peu à peu, pendant que des granules de chromatine se montrent dans le nucléoplasme ; ces granules se disposent en une plaque équatoriale, pendant que le nucléoplasme s'allonge en un fuseau

dont les extrémités très fines viennent s'appuyer de chaque côté sur le périplaste (Pl. XXI, fig. 1-3).

Ce fuseau est perpendiculaire à l'axe du corps, et il est situé au-dessous de l'insertion de flagellums.

Au stade de la plaque équatoriale, il n'existe encore parfois que les deux flagellums primitifs ; le blépharoplaste est donc situé assez exactement au-dessus des chromosomes (Pl. XXI, fig. 1).

Le nombre des chromosomes est difficile à compter d'une façon exacte, car ils sont très petits. Sur le noyau vu de profil, on ne voit que trois ou quatre bâtonnets si courts qu'on peut les prendre pour des granules ; mais sur la plaque équatoriale vue de face, on peut alors compter huit chromosomes environ (Pl. XXI, fig. 4).

Lorsqu'on regarde ainsi de face la plaque équatoriale, il est très facile de commettre une erreur ; comme on n'aperçoit pas dans ces conditions le fuseau lui-même, la plaque équatoriale produit l'effet d'un noyau sphérique et granuleux.

La plaque équatoriale se dédouble comme dans la téléomitose ordinaire, et c'est aussi à ce moment que l'on commence à distinguer les deux groupes de flagellums (Pl. XXI, fig. 2, 8, 9).

Autant que nos observations permettent de l'affirmer, il semble que le groupe des deux flagellums anciens n'a pas modifié sa structure : son blépharoplaste continue à faire partie de l'enveloppe et le rhizoplaste se relie à la substance achromatique du fuseau au voisinage immédiat de la plaque équatoriale en dédoublement. Le second groupe de flagellums est également en relation avec la substance achromatique, mais le blépharoplaste n'est pas encore différencié : il se montre un peu plus tard.

La plaque nucléaire se sépare en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre : c'est à ce moment qu'on aperçoit nettement le second groupe de flagellums. Il ne faut pas ou-

blier que le fuseau est au contact même du périplaste : dans ces conditions, il est présumable que les nouveaux flagellums prennent naissance aux dépens de la substance achromatique du fuseau.

Quoi qu'il en soit, au moment où les deux plaques se séparent, on trouve d'un côté l'ancien groupe de flagellums avec le blépharoplaste, et de l'autre côté le nouveau groupe sans blépharoplaste apparent (Pl. XXI, fig. 5); les points d'insertion sont situés l'un à droite, l'autre à gauche des plaques chromatiques ; ils conservent cette situation, si bien qu'à l'anaphase, lorsque le second blépharoplaste s'est différencié, on a tout à fait l'illusion d'un noyau en division, dont les blépharoplastes représenteraient les centrosomes (Pl. XXI, fig. 10-17).

On conçoit qu'en présence de cet aspect de l'anaphase, nous ayons été très perplexe sur l'interprétation à donner aux blépharoplastes.

Nous nous refusons cependant à les assimiler à des centrosomes pour les raisons suivantes :

1° Nous avons rencontré des fuseaux au stade équatorial avec des extrémités dépourvues de tout nodule chromatique : le blépharoplaste ancien se trouvait au-dessus du groupe des chromosomes ;

2° Le second blépharoplaste nous a toujours paru être de nouvelle formation.

Au stade tonnelet, les chromosomes perdent de leur netteté : ils sont unis en un disque chromatique d'apparence homogène ; l'intervalle qui sépare les deux disques est d'abord fibrillaire ; plus tard, il est complètement incolore ; on voit ensuite le cytoplasme ordinaire occuper l'espace qui sépare les deux nouveaux noyaux (Pl. XXI, fig. 17).

Par suite de la forte croissance qui se produit à la partie antérieure du corps, les deux noyaux s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre : à un moment, le corps a un contour triangulaire, deux des angles étant occupés par les noyaux;

la partie postérieure présente une très grande vacuole ou plusieurs plus petites.

Le contour devient ensuite elliptique, et les deux noyaux viennent progressivement occuper les extrémités du grand diamètre ; la partie centrale est alors parfois parsemée de nombreuses vacuoles (Pl. XXII, fig. 1-12).

C'est à ce moment que l'étirement se produit, suivi de la séparation définitive.

Les noyaux n'ont pas encore repris leur structure de l'état de repos ; les disques chromatiques se sont arrondis en une sphère qui continue d'être sensible aux réactifs colorants ; cette sphère est nettement délimitée et recouverte probablement déjà d'une membrane nucléaire.

Ce n'est qu'après la séparation des individus que la sphérule nucléaire perd son caractère homogène : le nucléole apparaît au milieu par une condensation de la chromatine qui laisse voir alors la zone de nucléoplasme incolore.

En résumé, la division de ce *Monas* est fort intéressante non seulement parce qu'il s'agit d'une division avec fuseau, chromosomes distincts et toutes les phases d'une téléomitose normale ; mais encore parce que la question de la naissance des nouveaux flagellums s'y trouve posée nettement, sinon résolue.

Nous devons faire remarquer avec quelle facilité on pourrait se tromper sur le sens de la division du corps dans un *Monas*, si on s'en tenait aux phénomènes morphologiques et aux apparences : les derniers stades observés sur le vivant donnent l'impression d'une division transversale.

L'erreur a dû se produire pour d'autres Flagellés, et il est extrêmement probable que la prétendue division transversale de l'*Ancyromonas sigmoïdes* Kent est, en réalité, une bipartition longitudinale.

Nous avons observé dans notre culture de nombreux kystes appartenant à cette espèce : ils étaient sphériques, d'un diamètre de 10 μ environ, avec une membrane mince

devenant de teinte jaunâtre ; le contenu était hyalin homogène ou légèrement granuleux ; au centre se trouvait un noyau unique à structure normale (Pl. XX, fig. 10).

Malheureusement, nous n'avons pas suivi le développement de ces kystes ; nous aurions pu faire d'utiles comparaisons avec les faits intéressants signalés par Prowazek à propos des kystes du *Monas vivipara*.

Ce savant a rencontré dans cette espèce des cellules à deux noyaux qu'il considère comme formées par la fusion de deux individus ; le cytoplasme est alors très vacuolaire, et les noyaux ont un contour irrégulier avec un gros nucléole.

Ces cellules s'arrondissent en sphère : il y a formation d'une membrane réfringente à double contour qui semble laisser en dehors d'elle une petite portion de la cellule primitive.

La membrane n'est pas unie sur toute l'étendue de sa surface : « Die Cysten membran hat auf der einen Seite einen kraterartigen Deckelaufsatz, der central durchbohrt ist, von dieser Offnung geht nach innen noch ein undeutlicher spulen artiger An satz (1). »

Le phénomène le plus intéressant consiste dans les changements qui se produisent à l'intérieur des noyaux et qui sont suivis par une fusion de ces noyaux.

Les nucléoles que l'auteur désigne sous le nom « d'innenkorper » sont d'abord très gros ; ils abandonnent peu à peu leur chromatine dans la zone incolore extérieure et ils disparaissent : les deux noyaux ont alors la forme de deux gros corpuscules chromatiques, à contour étoilé, qui vont se fusionner en un noyau unique. Le cytoplasme est disposé en réseau, avec des épaississements aux angles des mailles.

Le contenu cellulaire se contracte et s'éloigne de la membrane du kyste : il renferme des grains réfringents, diffici-

(1) Prowazek : *Loc cit.*, p. 207.

lement solubles dans les acides et ne donnant pas avec l'iodure de potassium la réaction du glycogène.

Nous aurons à revenir sur cette observation et sur son interprétation, car nous avons trouvé des faits analogues chez l'*Anthophysa elegans ;* mais nous ne croyons pas que les kystes de notre *Monas* aient une origine et une structure semblables : notre attention se serait sans doute trouvée attirée par des particularités de cet ordre.

Anthophysa vegetans Stein.

(Pl. XXIII, fig. 1-25 ; Pl. XXIV, fig. 1-24.)

Cette espèce a été souvent étudiée ; Stein en particulier lui a consacré une planche presque tout entière dans son bel ouvrage sur les organismes des infusoires (1) : aussi notre intention était tout d'abord de limiter nos recherches à la division du noyau ; les circonstances ont voulu que nous passions ensuite beaucoup de temps à élucider certains points du développement.

Nous commencerons par celles de ces recherches qui ont porté sur la structure du noyau et son mode de division : elles datent de plusieurs années.

Les zoospores sont, comme on le sait, groupées en colonies plus ou moins globuleuses ; chacune de ces colonies sécrète à sa partie inférieure une substance jaune ou brune, d'aspect chitineux, qui lui constitue une sorte de pédicelle ; tous ces pédicelles réunis forment une sorte de tronc commun qui est ramifié de diverses façons et dont le diamètre est également variable. Les ramifications se produisent lors de la fragmentation des colonies.

Chaque zoospore prise en particulier est élargie à l'avant et amincie en pointe allongée à l'arrière ; en d'autres termes, l'ensemble de chaque individu a une forme conique, et ce

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. V.

sont ces cônes qui, étant groupés par leur pointe, constituent une colonie sphérique (Pl. XXIII, fig. 1-5).

Le diamètre est de 6 à 10 μ et la longueur, en y comprenant l'extrémité amincie, peut aller jusqu'à 20 μ et davantage. A l'avant sont insérés deux flagellums d'inégale longueur : l'un reste court, alors que la longueur du second dépasse celle du corps.

Leur mode d'insertion rappelle tout à fait celui des *Monas*; on y trouve un petit blépharoplaste duquel se détache parfois assez nettement un fin rhizoplaste qui s'étend jusqu'au contact du noyau (Pl. XXIII, fig. 5).

La partie antérieure du corps est souvent dissymétrique ; le protoplasma se prolonge en une sorte de petit rostre et les deux flagellums semblent alors insérés au fond d'une échancrure. On rencontre d'ailleurs à cet égard d'assez nombreuses différences, mais il est bien rare qu'on ne puisse reconnaître une certaine irrégularité.

Il existe un granule rouge représentant le point oculiforme: il est situé à une faible distance du point d'insertion des flagellums.

Nous avons parfois observé à la partie interne du périplaste des sortes de granulations ou de bâtonnets qui sont disposés à côté les uns des autres en un dessin régulier : ces sortes de formations se voient après l'action des colorants, et en particulier de l'hématoxyline (Pl. XXIII, fig. 7-8); nous en avons signalé autrefois chez les Eugléniens et elles existent chez nombre de Flagellés.

Le noyau est situé à l'avant du corps, tout près de la surface, comme chez les *Monas* : on y distingue une membrane nucléaire, un gros nucléole central et une zone de nucléoplasme incolore.

La division se fait comme chez les *Monas* : à la prophase, le nucléole diminue de volume et la chromatine s'accumule en croissant dans le nucléoplasme (Pl. XXIII, fig. 3).

Nous représentons trois stades de cette division :

1° Un beau stade de la plaque équatoriale avec des chromosomes bien distincts (Pl. XXIII, fig. 3) : on en voit 4 de profil, ce qui permet de supposer qu'il en existe de 8 à 10 environ ; le fuseau a un contour elliptique ; aucun centrosome n'est visible aux pôles : mais au-dessus de l'un de ces derniers on aperçoit un flagellum qui se détache de la membrane sans blépharoplaste apparent;

2° Dans cette même colonie, un des individus montre un noyau au stade de la séparation des chromosomes ; ceux-ci sont encore distincts ; le fuseau s'est un peu allongé, et nous avons noté également à l'un des pôles la présence d'un flagellum inséré sur le périplaste ;

3° Sur une autre colonie, nous avons vu un très joli stade tonnelet (Pl. XXIII, fig. 2) : le fuseau est perpendiculaire à l'axe du corps ; les stries achromatiques sont visibles ; aucune trace de centrosome ; à l'un des pôles, on distingue deux flagellums d'inégale longueur ; l'autre pôle ne présente encore rien de semblable. Dans cette même colonie, les noyaux sont à des stades différents.

La reconstitution des noyaux a lieu comme chez les *Monas* ; les chromosomes deviennent indistincts et le noyau se présente comme un corpuscule homogène qui se colore en toutes ses parties comme s'il était imprégné uniformément de chromatine ; cette chromatine se condense alors en un nucléole central.

Nous avons souvent rencontré, au moment de ces premières observations, des individus avec deux noyaux à l'état de repos (Pl. XXIII, fig. 6) ; ces deux noyaux sont placés soit à droite et à gauche de l'axe longitudinal, soit l'un au-dessus de l'autre ; les deux flagellums, dans ce dernier cas, peuvent être unis avec le noyau supérieur à la façon ordinaire par un blépharoplaste et un rhizoplaste.

A cette époque, nous ignorions la signification qu'il fallait accorder à ces zoospores binucléées ; nous pensions qu'il s'agissait d'individus dans lesquels pour une raison ou pour

une autre la bipartition du corps s'était trouvée empêchée ou retardée. Nous verrons plus loin qu'il s'agit d'un phénomène normal se rattachant à la reproduction.

Dans ces mêmes cultures, nous avons eu l'occasion d'observer, sur des individus libres, des déformations amiboïdes du genre de celles qui ont été figurées par Stein ; elles étaient même parfois beaucoup plus prononcées ; ainsi, nous avons vu un unique pseudopode à l'arrière atteindre la longueur de 70 μ ; quelquefois, l'extrémité du pseudopode était renflée, comme s'il s'agissait d'un stade de division.

Il nous a été donné, depuis notre arrivée à Paris, de poursuivre cette étude sur d'autres matériaux.

Ceux-ci nous ont été fournis par une culture de Vauchéries entrées en putréfaction ; nous avions mélangé à cette culture des Bactéries provenant de la source sulfureuse de Passy et un voile s'était formé à la surface. Ce voile n'était au début qu'un nuage très léger, formé par des colonies d'*Anthophysa* ; plus tard, les colonies se sont désagrégées ; les individus qui les composaient sont devenus libres, et se sont multipliés rapidement. Cela à tel point que notre première impression fut d'avoir affaire à une espèce de *Monas*. En examinant plus attentivement cette culture, nous reconnûmes qu'il s'agissait réellement des zoospores libres de l'*Anthophysa*.

En effet, nous pouvions constater la tendance de ces zoospores à se grouper en colonies ; elles s'allongent à leur partie postérieure en un pseudopode qui se fixe à un support quelconque ou s'attache simplement à des pseudopodes d'autres individus (Pl. XXIII, fig. 10).

Certains de ces groupements ressemblent tout à fait à ceux que Stein a figurés pour son *Cercomonas termo* ou *Monas termo* d'Ehrenberg (1).

La ressemblance est tellement frappante que nous nous

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. I.

demandons si ce *Cercomonas termo* n'aurait point un second flagellum, auquel cas nous n'hésiterions pas à le considérer comme une forme libre d'*Anthophysa*.

Tout au début des cultures, on trouve tous les états entre des colonies normalement constituées, des groupements irréguliers et des zoospores libres; plus tard, en faisant des ensemencements en différents liquides, nous n'avions plus que des individus séparés qui se multipliaient à la façon des *Monas*.

Les zoospores ont une forme assez variable, ovales, globuleuses ou pyriformes ; le diamètre des plus grosses atteignait 7 ou 8 μ sur une longueur moyenne de 12 μ ; elles ont par ailleurs tous les caractères des zoospores d'*Anthophysa* tels que nous les avons décrits plus haut : point oculiforme situé au voisinage de l'échancrure ; flagellums d'inégale longueur ; blépharoplaste et rhizoplaste visibles après une bonne coloration (Pl. XXIII, fig. 10-14).

Comme nous avons constaté que l'espèce pouvait se multiplier très longtemps sous cette forme sans revenir à l'état associé, nous avons jugé utile de suivre en détail le développement, afin de mettre en garde contre une confusion possible avec un *Monas*.

Au point de vue mouvement, on peut dire que ces zoospores sont très actives ; elles filent droit devant elles en tournant plus ou moins ; elles s'arrêtent, repartent, changent de direction ; à l'arrêt, on les voit souvent pivoter sur place. Si le mouvement est lent, il y a une sorte de balancement de droite à gauche.

La *nutrition* se fait surtout aux dépens des Bactériacées de la culture ; nous avons dessiné un individu qui avait ingéré une Bactériacée filamenteuse (Pl. XXIV, fig. 1) ; le filament, étant plus long que le corps, le dépassait par ses deux extrémités ; mais, en général, ce sont des Bacilles, des Micrococques ou plus exceptionnellement de toutes petites algues comme les Chlorelles qui servent à la nutrition de ces zoospores ; le corps renferme parfois quelques grains rouges

de nature résiduelle et qu'il ne faut pas confondre avec le point oculiforme.

On rencontre dans le protoplasma des formations intéressantes dont nous avons cherché à déterminer la nature.

Tout d'abord, on remarque que l'enkystement est précédé par la formation dans le corps de granules réfringents d'abord très petits et peu nombreux, puis plus gros et plus nombreux ; l'acide osmique les colore en brun ou en noir ; ce sont donc des granules de nature oléagineuse.

On a signalé chez les *Monas* ces granules oléagineux; on y a trouvé aussi une substance analogue à la leucosine (1).

Nous avons pu faire un certain nombre d'observations au sujet de cette substance.

La leucosine a surtout été étudiée chez les Chrysomonadinées ; Stein, le premier, l'a signalée chez les *Dinobryon* et les *Uroglena*, et il considérait cette substance comme étant de nature oléagineuse; Woronin l'a rencontrée chez les *Chromulina* et Klebs a établi son existence chez la plupart des Chrysomonadinées. Malheureusement, on ne sait rien de précis sur sa nature ; Klebs (2) a montré que la leucosine n'est pas un corps gras, car elle est soluble dans l'eau ; elle disparaît sous l'action des acides et des alcalis, et aussi bien avec les principaux réactifs fixateurs, tels que l'alcool, l'acide osmique, l'acide picrique, le sublimé, etc. Rostafinski, à propos d'un corps analogue qu'il avait découvert chez l'*Hydrurus* (3), supposait qu'il s'agissait de glucose. Klebs admet qu'on est plutôt en présence d'une substance albuminoïde : « in Form einer koncentrirten, micellaren Losung. » Fisch avait déjà remarqué que la leucosine ne se colore ni par l'iode ni par les autres réactifs colorants (4).

(1) Senn : *Loc. cit.*, p. 131.

(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 396.

(3) Rostafinski : *Hydrurus* (Krahauer Akad., X, 1882).

(4) Fisch : *Unters. über einige Flagellaten* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885).

C'est bien une substance analogue que nous avons rencontrée dans cette forme dissociée de l'*Anthophysa vegetans*; elle était peu abondante ou est passée inaperçue dans les conditions ordinaires ; mais elle s'est montrée en grande quantité dans une culture où nous avions mis de la fécule.

La leucosine se présente sous la forme d'un corpuscule arrondi de grosseur variable qui occupe l'extrémité postérieure de la cellule ; son aspect est réfringent ; sa consistance varie depuis l'état sirupeux jusqu'à l'état presque solide (Pl. XXIV, fig. 5, 19-23). Ces corpuscules disparaissent assez lentement dans l'eau ; ils sont détruits assez rapidement par la potasse, l'acide sulfurique, etc. D'autres propriétés sont communes avec la leucosine des Chrysomonadinées ; ainsi Fisch a remarqué chez les *Chromulina* une déformation passive de ces corpuscules sous l'influence du protoplasma ; la même chose existe ici et nous avons pu même suivre lors de la bipartition d'une zoospore, la séparation en deux de la masse de leucosine qui se trouve ainsi répartie entre les deux individus (Pl. XXIV, fig. 15-16). Le fait nous a paru intéressant, car il montre qu'un corpuscule dépourvu de toute vie propre peut donner l'illusion d'un élément cellulaire différencié.

On a voulu voir dans la leucosine un produit d'assimilation en rapport avec la fonction holophytique des phéoleucites.

L'exemple de l'*Anthophysa* nous montre que la leucosine se forme sous l'action de la nutrition ordinaire, et là encore nous mentionnerons une observation intéressante.

La grosseur des corpuscules s'est montrée en relation avec la richesse du milieu en hydrates de carbone qui étaient représentés dans notre culture par les grains d'amidon de la fécule.

Il s'est même produit ce phénomène bizarre et inattendu ; sous l'influence de ce milieu si riche en amidon, les corpuscules de leucosine ont pris des dimensions tout à fait exa-

gérées ; on pouvait suivre jour par jour, dans chaque individu, l'augmentation constante du globule ; alors que le diamètre ordinaire est de 3 à 4 μ, on arrivait à 7 μ et davantage ; tout le corps se trouvait ainsi envahi. Finalement, la zoospore ne comprenait plus qu'un peu de cytoplasme granuleux portant les deux flagellums et remorquant à sa partie postérieure cette énorme sphère de leucosine (Pl. XXIV, fig. 19) ; celle-ci semblait sur une moitié de sa surface en contact direct avec l'eau ; avant la destruction finale, chaque individu ne montrait plus qu'une petite calotte de protoplasma sur laquelle les flagellums s'agitaient encore.

Il est remarquable de voir ainsi les individus dans cette espèce arriver à une mort fatale par suite de l'accumulation en trop grande abondance d'une substance de réserve.

Nous avons vu que Klebs incline à penser que la leucosine est une substance albuminoïde ; nous croyons plutôt qu'il s'agit d'un hydrate de carbone, que l'espèce peut emprunter directement au milieu.

Quant au mode de formation du corpuscule, nous supposons que l'hydrate de carbone en question se dépose tout simplement dans une vacuole, avec une concentration variable.

La leucosine paraît jouer un rôle important lors de l'enkystement ; à ce moment, les zoospores perdent leurs flagellums et s'arrondissent ; le globule de leucosine s'étale alors en croissant à la partie postérieure du corps (Pl. XXIV, fig. 9) ; on le retrouve sous cette dernière forme dans les kystes et au contact direct de la membrane ; mais il y a lieu de croire que la membrane en a emprunté une partie pour sa formation (Pl. XXIV, fig. 14).

Nous aurons l'occasion de revenir plus loin sur le mode de formation et la structure des kystes qui présentent dans cette espèce un intérêt tout spécial ; mais nous voulons auparavant dire un mot d'autres formations que l'on rencontre accidentellement dans les cellules.

Ce sont des sphères qui sont constituées par une quantité de petites spores arrondies. Stein en a figuré une dans un individu de cette espèce ; il la considère comme un germe endogène.

Nous avons montré, il y a une vingtaine d'années, que les germes endogènes, qui étaient considérés par Stein comme les éléments reproducteurs des Flagellés, appartenaient en réalité à des parasites, dont le plus commun est le *Sphærita endogena* Dang.

Il existe d'autres germes endogènes qui représentent seulement des colonies de microbes, comme la chose a lieu dans le *Sappinia pedata* (1).

C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les germes endogènes de l'*Anthophysa vegetans*.

Nous avons eu l'occasion, au cours de nos cultures, d'en observer un grand nombre ; ces sphères ont un diamètre variable, au maximum 7 à 8 μ ; elles se trouvent, en général, à l'extrémité postérieure du corps, et le globule de leucosine dans ce cas occupe une position médiane (Pl. XXIV, fig. 3, 4, 5, 6) ; ces sphères sont formées par une agglomération de microcoques ; aussi peut-on employer pour les colorer les réactifs colorants usités en bactériologie.

Nous arrivons maintenant à l'étude des kystes. Dans nos premières observations, datant de plusieurs années, nous avions remarqué qu'un assez grand nombre d'individus, situés à l'intérieur même des colonies, étaient binucléés avec des noyaux à l'état de repos ; nous ignorions à ce moment la signification du phénomène.

En mai 1908, nous obtenions à Ségrie une culture de zoospores ayant l'aspect du *Monas vivipara* ; il nous fut facile d'identifier ces zoospores et de les rapporter à l'*Anthophysa vegetans* qui se trouvait là en nombreuses colonies. Dans cette même culture, de nombreux kystes se formèrent ; ils

(1) P.-A. Dangeard : *Contrib. à l'étude des Acrasiées, loc. cit.*

étaient sphériques ; leur contenu montrait de nombreux granules réfringents ; la membrane offrait une épaisseur variable et parfois des stries concentriques (Pl. XXIII, fig. 7-9).

Nous avons retrouvé cet *Anthophysa* au mois de septembre dernier en très nombreuses colonies dans la même station ; cette espèce paraît affectionner l'eau ferrugineuse ; des kystes nombreux se sont produits ; leur diamètre, non compris la membrane, était de 10 μ environ ; mais autour de cette membrane, on apercevait parfois une couche épaisse de mucus à stries concentriques dont la pellicule externe s'imprégnait de rouille (Pl. XXIV, fig. 24).

Or nous allons maintenant montrer que la formation de ces kystes est en rapport avec la présence des individus binucléés ; il s'agit en quelque sorte d'une *reproduction sexuelle rudimentaire.*

C'est en nous servant des échantillons provenant de la source sulfureuse de Passy, et qui nous ont déjà servi pour l'étude de la leucosine, des germes endogènes, etc., qu'il nous a été possible de suivre le développement des kystes.

Comme un grand nombre de ces kystes étaient apparus dans les cultures, l'examen histologique nous montra que tous possédaient d'abord deux noyaux.

Il s'agissait maintenant de rechercher si la présence de ces deux noyaux tenait à l'existence d'une conjugaison de gamètes.

Nous devons dire que l'apparition de cette quantité considérable de kystes était en relation avec une sorte d'épidémie de division, qui entraînait une diminution de taille considérable pour certaines zoopores ; celles-ci arrivaient à n'avoir plus qu'un diamètre de 3 à 4 μ (Pl. XXIII, fig. 13-18).

Dans ces conditions, il était assez naturel de penser que les kystes à deux noyaux provenaient, comme chez le *Polytoma* ou les Chlamydomonadinées, de la fusion de ces petites zoospores remplissant la fonction de gamètes.

Tous nos efforts en ce sens ont été infructueux ; il nous a été impossible d'observer un seul cas de conjugaison, et nous avons acquis la certitude que les kystes d'*Anthophysa vegetans* se forment par *autogamie*.

En examinant des milliers d'individus, voici ce que nous avons constaté : parmi les zoospores de toutes dimensions qui sont mélangées, les unes ont la structure normale et ne possèdent qu'un noyau, alors que les autres possèdent deux noyaux ; *les zoospores binucléées se rencontrent tout aussi bien parmi les plus petits individus que parmi les plus gros* (Pl. XXIII, fig. 17-18). Ce fait explique que les kystes se forment tantôt avec leurs dimensions définitives, lorsqu'ils proviennent des grosses zoospores, tantôt avec un diamètre de 5 μ, si ce sont de petites zoospores qui leur donnent naissance.

Nous allons commencer par ces dernières ; chaque noyau a un diamètre de 1 μ 5, et malgré cette exiguïté, il possède la structure normale ; on y distingue un petit nucléole central et du nucléoplasme incolore limité par la membrane nucléaire ; les deux noyaux sont situés à côté l'un de l'autre ; ces zoospores s'arrondissent et augmentent progressivement de diamètre jusqu'à atteindre 5, 6 et même 10 μ. Pendant cette augmentation de volume, on n'observe pas de membrane proprement dite à la surface ; le cytoplasme, à l'intérieur du kyste, est disposé suivant un mince croissant qui renferme les deux noyaux, le reste étant occupé par une vacuole (Pl. XXIII, fig. 17-18).

C'est lorsque la sphère a atteint 10 μ en diamètre que la membrane se forme ; la quantité de protoplasma a augmenté ; il entoure la vacuole. Les deux noyaux, qui ont maintenant 2 μ, restent assez longtemps à la position qu'ils occupaient ; ils ne sont séparés l'un de l'autre que par un faible intervalle (Pl. XXIII, fig. 23).

La fusion des noyaux se produit assez tardivement, et lorsque la membrane commence à ne plus laisser passer facilement les réactifs colorants (Pl. XXIII, fig. 24-25).

Les deux noyaux s'approchent au contact, et à s'en tenir aux apparences, il se produit dans chacun d'eux une modification de structure; les nucléoles disparaissent et leur chromatine imprègne uniformément le nucléoplasme ; chaque noyau se présente alors comme un corpuscule chromatique de structure sensiblement homogène ; c'est à cet état qu'on observe la fusion des deux éléments en un seul noyau.

Nous avons en réalité dans ce kyste un œuf à membrane résistante, imperméable ; le protoplasma est disposé sous la paroi en une couche épaisse renfermant le noyau et limitant une large vacuole centrale, parfois subdivisée en deux ou trois.

Lorsque ce sont de grosses zoospores binucléées qui donnent naissance aux kystes, il est plus facile d'établir les détails d'organisation de ces éléments.

On voit par exemple que les noyaux peuvent occuper des positions variables dans le corps ; l'un des noyaux conserve toujours avec le groupe des deux flagellums les relations ordinaires (Pl. XXIII, fig. 5) ; le second noyau est placé tantôt tout à côté dans la situation que lui donne la division transversale dont il provient, tantôt au-dessous et rapproché de la partie postérieure du corps.

Le fait que ces zoospores à deux noyaux ne possèdent qu'un système de deux flagellums avec le blépharoplaste et le rhizoplaste correspondant, confirme le fait qu'il n'existe pas de copulation de gamètes ; lorsque cette copulation existe, comme chez les *Polytoma*, elle est facile à reconnaître à la disposition des noyaux et des flagellums sur les jeunes zygotes.

Tout à fait exceptionnellement, nous avons rencontré une zoospore dont les deux noyaux montraient chacun un rhizoplaste et un blépharoplaste ; il n'y avait aucune trace de flagellums (Pl. XXIII, fig. 16).

Les zoospores binucléées qui donnent naissance aux kystes sont évidemment des individus chez lesquels l'éner-

gie a manqué pour une bipartition complète ; le noyau seul s'est divisé en fournissant les noyaux des deux énergides ; mais le protoplasme n'a pas suivi l'impulsion, et les deux énergides sont restées associées ; l'exemple de la cellule où chaque noyau montre son rhizoplaste et son blépharoplaste montre qu'il s'agit bien de deux zoospores qui auraient dû se séparer et qui sont restées associées faute d'énergie suffisante.

Par conséquent, lorsque ces deux énergides se fusionnent dans le kyste, celui-ci prend le caractère d'un œuf véritable.

Nous aurons à revenir sur cette intéressante question, mais nous tenons auparavant à terminer ce qui a trait à la formation de ces kystes et à leur structure.

Il est bon de remarquer que si les kystes se sont produits en plus grande abondance dans la culture où nous avons observé une *épidémie* de divisions, et comme conséquence une quantité de petites zoospores, ces formations se produisent également dans les cultures ordinaires, alors que les individus conservent leur taille normale ; ceux-ci n'ont alors qu'à s'arrondir et à se recouvrir d'une membrane (Pl. XXIII, fig. 9).

En dehors de la membrane ordinaire, on trouve parfois une épaisseur plus ou moins grande de mucus qui peut se colorer en prenant la teinte de la rouille (Pl. XXIII, fig. 9) : c'est dans ce mucus que se trouvent sur certains kystes des granules résiduels parfois rougeâtres qui ont été abandonnés par le protoplasma ; leur présence pourrait faire croire à tort que le kyste est endogène, qu'il s'est formé à l'intérieur de la cellule, en abandonnant une mince couche de protoplasma superficielle.

Nous avons recherché sans succès la présence de la cellulose dans la paroi des kystes ; celle-ci résiste bien à l'action de l'acide sulfurique ou de la potasse concentrée ; elle a très peu d'affinité pour la safranine, le brun Bismark ; elle se colore par le bleu de Löfler ; la membrane d'une algue

qui se trouvait dans la préparation se comportait de même vis-à-vis de ce dernier colorant.

Nous avons encore remarqué qu'une pression de la lamelle couvre-objet suffit à faire éclater la coque en plusieurs parties (Pl. XXIII, fig. 22) ; on peut donc dire qu'au moins à certains moments, la paroi du kyste est fragile comme du verre.

Les kystes ont conservé une polarité que l'on peut retrouver assez facilement et qui n'est autre que celle même des zoospores ; du côté antérieur, se trouve une sorte de cratère tout à fait semblable à celui qui a été décrit par Prowazek chez le *Momas vivipara* ; il existe un rebord légèrement proéminent qui limite le cratère ; au fond de celui-ci, une plage amincie dessine la ponctuation (Pl. XXIV, fig. 14).

La leucosine, qui forme, on se le rappelle, un globule plus ou moins gros à la partie postérieure des zoospores, se retrouve dans les kystes au contact interne de la membrane et en un point directement opposé au cratère ; elle affecte une disposition en croissant et sa quantité est aussi variable que pour les zoospores elles-mêmes ; les colorants ordinaires n'agissent pas sur elle ; mais on peut réussir à y faire apparaître des stries concentriques (Pl. XXIV, fig. 13).

Nous supposons qu'il s'agit d'un hydrate de carbone.

Les kystes renferment un assez grand nombre de globules réfringents, très brillants ; ils sont de nature oléagineuse, car l'acide osmique les colore en noir ; plus tard, ils font place à une grosse sphère de même nature (Pl. XXIII, fig. 20).

Nous avons fait de nombreux essais en vue d'obtenir la germination de ces kystes ; aucun n'a donné de résultats, et cependant nous disposions d'échantillons par milliers et l'observation a été poursuivie pendant plusieurs mois.

Après une étude du genre de celle que nous venons de faire sur l'*Anthophysa vegetans*, un certain nombre de questions se posent naturellement.

On peut tout d'abord se demander si nous n'avons pas eu dans nos cultures un *Monas* mélangé à l'*Anthophysa* ; nous aurions ainsi confondu les zoospores du *Monas* avec les individus provenant de la dissociation des colonies de l'*Anthophysa*.

L'objection est si naturelle qu'elle s'est présentée constamment à notre esprit au cours de ces recherches.

Notre conviction s'est formée sur les bases suivantes : 1° dans nos cultures d'*Anthophysa* nous assistions à la dissociation des colonies ; 2° les individus, qui se multipliaient ensuite, ressemblaient tous complètement comme organisation et comme structure aux zoospores des colonies ; 3° on rencontrait parmi eux, comme dans les colonies elles-mêmes, des éléments binucléés donnant naissance à des kystes ; 4° les zoospores conservaient, à un degré variable il est vrai la tendance à se fixer par l'extrémité postérieure amincie du corps.

Si nos conclusions sont exactes, comme nous le pensons, il faut admettre que la forme dissociée de l'*Anthophysa vegetans* a du être fréquemment décrite comme *Monas*.

En ce qui concerne particulièrement l'espèce décrite par Prowazek (1) sous le nom de *Monas vivipara*, il est bon de remarquer que le corps est asymétrique et qu'il ne possède que deux flagellums, alors que Stein lui attribue un long flagellum accompagné de deux plus petits. Ajoutons que les kystes décrits par Prowazek ressemblent à ceux que nous venons d'étudier avec plus de détails ; mais il supposait que les cellules binucléées provenaient d'une copulation, alors que nous avons donné la preuve qu'il s'agit de zoospores ordinaires n'ayant pas subi la bipartition après la division du noyau.

Si Prowazek avait représenté quelques individus d'après leur aspect sur le vivant, et si, en même temps, il nous avait

(1) Prowazek : *Loc. cit.*

donné quelques détails sur ses cultures, nous pourrions conclure avec plus de précision ; dans le cas actuel, il faut se borner à signaler les points de ressemblance entre nos deux formes, ce qui pourrait conduire plus tard à une assimilation complète.

Il est trop évident que nous n'arriverons pas sur toutes ces questions de si tôt à la certitude complète ; ce qu'il importe, c'est de pénétrer de plus en plus avant dans la connaissance de la biologie de ces êtres.

Or nous venons de montrer : 1° que la téléomitose existe avec ses principaux caractères chez les *Monas* et les *Anthophysa*, alors que de bons observateurs comme Prowazek s'étaient mépris sur la nature de cette division ; 2° nous avons établi que la reproduction sexuelle dans ce groupe a lieu par une sorte d'autogamie, alors que Prowazek supposait qu'il s'agissait d'une conjugaison ; c'est d'ailleurs à ce savant que revient le mérite d'avoir le premier signalé l'existence de ces kystes à deux noyaux et la fusion qui s'y produit.

L'existence de l'autogamie chez les *Anthophysa* et ses formes *Monas* dissociées, constitue un nouveau point de rapprochement avec les Amibes.

Genre *Trepomonas*.

Le genre *Trepomonas* appartient aux *Distomata* Klebs, c'est-à-dire aux Flagellés qui possèdent deux bouches ; nous avons découvert qu'à cette particularité d'organisation correspond l'existence de deux noyaux.

Trepomonas agilis Duj.

(Pl. XXV, fig. 1-22.)

Le genre *Trepomonas* a été étudié par un grand nombre d'observateurs, Butschli, Stein, Klebs, etc. ; ce dernier

savant nous a fait connaître quelques nouvelles espèces et variétés (1).

L'espèce qui a fait l'objet de nos observations a les caractères du *Trepomonas agilis* ; elle correspond à la variété *communis* de Klebs ; mais nous devons ajouter que les deux autres variétés, *simplex* et *angulatus*, se trouvaient mélangées à la première et que nous avons jugé inutile de les distinguer, puisque toutes les transitions existent entre ces diverses formes.

La morphologie de ce flagellé est assez compliquée ; le corps, vu de face, a un contour ovale ou elliptique (Pl. XXV, fig. 1) ; de profil, il se montre aplati et les deux bords se prolongent, jusqu'à l'extrémité postérieure, en deux ailes qui se recourbent en sens inverse, de sorte que la section transversale offre l'aspect d'un S ; chaque aile recouvre, au niveau de l'équateur, une sorte de crique ou de sillon au fond duquel se trouve une bouche, c'est-à-dire une ouverture qui sert pour l'entrée des aliments ; le *Trepomonas* possède ainsi deux bouches, au voisinage desquelles s'insèrent plusieurs flagellums.

Il existe un certain nombre de Flagellés qui possèdent ainsi deux ouvertures pour l'entrée des aliments ; ils appartiennent aux genres *Gyromonas*, *Trigonomonas*, *Trepomonas*, *Hexamitus*, *Urophagus*, *Spironema* ; on les réunit sous le nom de *Distomatineæ* Senn ou de *Distomata* Klebs.

Malgré les nombreuses recherches dont ces genres ont été l'objet, personne ne se doutait que cette particularité d'organisation pouvait correspondre à l'existence chez ces êtres de deux énergides.

En ce qui concerne plus spécialement le *Trepomonas agilis*, Klebs lui-même ne signale qu'un noyau à l'intérieur du corps : « der blaschenformige Kern, bei welchem bisweilen Butschli ahnlich wie bei *Trigonomonas* zwei dicht

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 343.

zusammenliegende Nucleoli beobachtet hat, liegt bei allen Arten stets und unverruckt im Vorderende (1). »

Nous avons montré, il y a déjà plusieurs années, que le *Trepomonas agilis* représente un organisme double comparable aux deux frères siamois, avec cette différence toutefois qu'il s'agit ici d'une organisation normale se transmettant à travers toutes les générations (2).

Nous donnerons ici le détail de ces observations, avec figures à l'appui, après avoir dit quelques mots de la nutrition.

Nous avons vu que chacune des deux bouches se trouve au fond d'une sorte de sillon à moitié recouvert par un repli marginal du corps; au voisinage et un peu au-dessus, sont insérés quatre flagellums, ce qui fait huit pour l'ensemble; de ces quatre flagellums, trois, d'après Klebs, sont assez courts dirigés vers le bas et ne dépassent guère le niveau du sillon ; l'autre flagellum est de la longueur du corps environ ; il est dirigé perpendiculairement à l'axe et sert à la locomotion.

C'est en observant des individus au repos que l'on peut voir facilement l'ingestion des aliments ; ceux-ci, comme nous l'avons constaté nous-même, consistent le plus souvent en Bactéries, plus rarement en petites algues vertes, et autres corpuscules qui se rencontrent dans les putréfactions ; ces particules sont amenées au voisinage de la bouche par le mouvement des trois cils buccaux, et de là ils pénètrent à l'intérieur du protoplasma où on les rencontre ensuite à tous les niveaux (Pl. XXV, fig. 3) ; les résidus sont expulsés à un endroit déterminé du corps, situé à l'extrémité postérieure.

Butschli a montré que le cytoplasme offre un mouvement de rotation dont l'intensité et la direction sont variables ;

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 347.

(2) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomonas agilis* Dujardin (Comptes rendus, Acad. sc., n° 26, t. CXXXV).

il a vu également que la vacuole contractile se forme dans la partie médiane du corps, et que de là elle gagne progressivement l'extrémité postérieure où elle se vide de son contenu.

Nous allons maintenant décrire l'appareil nucléaire si curieux des *Trepomonas*.

L'erreur de Klebs, qui figure à la partie antérieure du corps un gros noyau unique, nucléolé, s'explique très probablement par la présence à cet endroit d'un corpuscule alimentaire, d'une petite algue sphérique par exemple ; nous avons retrouvé plusieurs fois à cette même place un corpuscule de ce genre qui, à un examen rapide, aurait pu être confondu avec un noyau (Pl. XXV, fig. 6) ; mais en prolongeant les observations, on s'aperçoit bien vite que des éléments semblables se rencontrent en des points variables du cytoplasme (Pl. XXV, fig. 7).

Il fallait chercher par ailleurs, et c'est alors que nous remarquâmes sur les exemplaires fixés et colorés une formation chromatique en croissant qui occupait tout le bord antérieur du corps et dont les deux extrémités se prolongeaient jusqu'au point d'insertion des flagellums (Pl. XXV, fig. 2-7).

Cette apparence plutôt bizarre nous avait fortement intrigué au début, et nous avons cherché pendant longtemps un noyau en dehors de cet appareil chromatophile.

Cependant, en examinant de plus près cette sorte de croissant, nous pûmes constater qu'il était formé de deux parties renflées, réunies au contact sur la ligne médiane.

L'idée de deux noyaux se faisait jour peu à peu dans notre esprit ; mais leur forme était si particulière, leur position si anormale, que nous n'avancions qu'avec beaucoup d'hésitation.

Au point de vue structure et forme, voici ce que nous pouvions constater ; chaque élément montrait parfois dans sa partie terminale renflée un corpuscule plus chromatique que le reste ; on pouvait vraisemblablement l'assimiler à un

nucléole. Dans ces conditions, on pouvait croire que cette partie renflée était un noyau ordinaire sur lequel un blépharoplaste conique portant des flagellums venait s'insérer. On rentrait ainsi dans la règle (Pl. XXV, fig. 3-4).

Mais certaines constatations faites sur d'autres individus venaient à l'encontre de cette interprétation.

Ainsi parfois il y avait absence de nucléole, et le nucléoplasme se continuait sans aucune transition ni changement depuis une extrémité jusqu'à l'autre (Pl. XXV, fig. 9-10) ; enfin, sur d'autres individus, la membrane nucléaire était très nette, et on la suivait sans discontinuité jusqu'au voisinage des flagellums ; il en était de même à l'intérieur pour le nucléoplasme (Pl. XXV, fig. 6).

Il devenait évident que c'était le noyau lui-même qui se prolongeait ainsi jusqu'au point d'insertion des flagellums ; à cet endroit, on distinguait parfois assez nettement une sorte de petit épaississement comparable à un blépharoplaste (Pl. XXV, fig. 11).

Dans quelques individus, nous avons même aperçu, partant de ce blépharoplaste, une sorte de tronc muni de fines ramifications qui se prolongeaient plus ou moins loin ; nous considérons cet ensemble comme une sorte de rhizoplaste de nature particulière (Pl. XXV, fig. 3).

La position même de ces deux noyaux présente quelque chose d'anormal ; au lieu d'être situés à l'intérieur du corps comme la chose a lieu ordinairement, ils sont placés tout à fait superficiellement ; à peine distingue-t-on parfois un très mince espace entre ces noyaux et la pellicule externe qui limite le corps.

Les deux noyaux sont disposés dans le plan de la plus grande largeur ; on les voit donc tous les deux, si on regarde de face la portion la plus large du *Trepomonas* ; on n'en distingue qu'un seul si le *Trepomonas* est de profil (Pl. XXV, fig. 5, 15).

L'étude de la division nucléaire présentait ici des difficul-

tés plus grandes que partout ailleurs ; nous avons pu constater cependant qu'il s'agit d'une téléomitose analogue à celle des *Monas*.

Le *Trepomonas*, au moment où il se prépare à la bipartition, augmente d'épaisseur ; chaque noyau perd l'aspect qu'il avait précédemment ; il devient plus ou moins globuleux, sans que nous puissions exactement préciser les divers stades de cette transformation (Pl. XXV, fig. 19-20) ; les deux noyaux forment leur fuseau, perpendiculairement à la face la plus large ; les deux tonnelets qui en résultent sont parallèles et très distincts l'un de l'autre, quoique se touchant presque. Les plaques chromatiques sont si petites dans ces tonnelets qu'il semble impossible de compter le nombre des chromosomes ; à la fin de l'anaphase, chaque plaque chromatique s'arrondit en un corpuscule d'apparence homogène (Pl. XXV, fig. 21-22).

C'est alors que se produit une échancrure qui sépare suivant un plan médian vertical les nouveaux individus : ce plan est parallèle à la face la plus large du *Trepomonas* : chaque organisme possède donc deux noyaux d'origine différente ; ceux-ci, en passant à l'état de repos, reprennent leur disposition en croissant.

Le *Trepomonas agilis* représente un organisme double: nous avons proposé de désigner sous le nom de Diplomonadiens les Flagellés possédant cette structure, et sous le nom plus général de Diplozoïdes les animaux ainsi constitués.

Chez le *Trepomonas*, cette anomalie provient soit d'un dédoublement primitif, soit de la fusion incomplète de deux individus ; la première hypothèse nous paraît la plus vraisemblable. On pourrait peut-être même voir l'origine de cette anomalie dans la tendance à la structure binucléée que montrent les zoospores d'*Anthophysa* : ici, l'équilibre s'est trouvé rétabli par la fusion des deux noyaux lors de la formation des kystes ; mais on peut supposer que de telles

zoospores à deux noyaux auraient pu se multiplier à la façon du *Trepomonas* : nous penchons pour cette dernière hypothèse et nous attribuons à cette cause l'origine des Flagellés réunis sous le nom de *Diplostomata*.

Nous retrouvons dans l'*Amœba binucleata* un phénomène analogue : cette espèce possède deux noyaux qui se divisent simultanément ; il en est de même de l'*Amœba diploidea* (1). L'*Arcella vulgaris* doit être rangée également parmi les Diplozoïdes, à la suite de nos observations sur son appareil nucléaire.

On sait, d'autre part, que chez les Basidiomycètes, les cellules binucléées transmettent de l'une à l'autre deux lignées indépendantes de noyaux ; c'est dans la téleutospore ou dans la baside que s'opère la fusion nucléaire à laquelle on accorde maintenant un peu partout la signification d'acte sexuel.

La question se pose de savoir s'il se produit quelque chose d'analogue au cours du développement chez les Diplozoïdes.

Toutes ces observations ouvrent la voie à de nouvelles recherches : ainsi on devra rechercher si les autres *Distomata*, comme les *Hexamitus* par exemple, possèdent également deux noyaux ; on arrivera aussi à savoir si ces noyaux se fusionnent par autophagie au cours de l'enkystement, comme la chose paraît maintenant probable.

Genre *Codonosiga*.

(T. IX, fig. 1-5.)

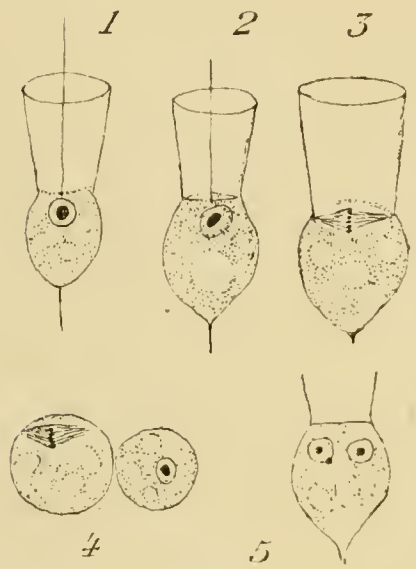
Nous avons étudié dans ce genre le *Codonosiga botrytis*. Stein a donné de beaux dessins de cette espèce (2) ; il a marqué exactement la position du noyau et sa structure ;

(1) Nægler : *Loc. cit.*, p. 31-36.
(2) Stein : *Loc. cit.*, pl. VIII.

nous nous contenterons de fournir quelques indications sur le mode de division de ce noyau.

Le corps est ovale ou globuleux et muni à sa partie supérieure d'une collerette assez longue ; le flagellum s'insère sur le protoplasma au centre même de cette collerette (T. IX, fig. 1-2).

Le noyau a un diamètre de 2 μ 5 environ ; il possède une membrane nucléaire, un nucléole central, et autour du nucléole, une zone de nucléoplasme ; ce nucléoplasme est légèrement chromatique sur les plus gros noyaux ; il se colorait en rose avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline.



T. IX. *Codonosiga botrytis*, fig. 1-5.

La division nucléaire est une téléomitose semblable à celle des *Monas* : nous avons rencontré de beaux stades de la plaque équatoriale et de la phase tonnelet ; le fuseau se dispose transversalement ; ses deux extrémités viennent s'appuyer sur le périplaste ; les chromosomes étaient distincts au nombre d'une dizaine environ ; nous n'avons pas vu de centrosomes ; le protoplasma situé au-dessous était vacuolaire (T. IX, fig. 3-5).

Le stade tonnelet n'offrait rien de particulier ; nous noterons seulement qu'à l'anaphase, les deux noyaux reprennent rapidement leur structure normale de l'état de repos (T. IX, fig. 5).

Sur l'unique individu rencontré à cet état, on n'observait aucune trace de bipartition du corps.

On sait que Stein a figuré de nombreux états de division longitudinale ; Francé, d'autre part, a décrit une sorte

de division transversale ressemblant à un bourgeonnement (1).

Il y a lieu de croire que si ce dernier mode de reproduction existe réellement, — ce dont nous n'avons aucune raison de douter, — il doit être précédé, comme la bipartition normale, d'une division nucléaire transversale ; on rentrerait ainsi dans la règle.

2° *Codonocladium umbellatum* Stein.

(T. X, fig. 1-2.)

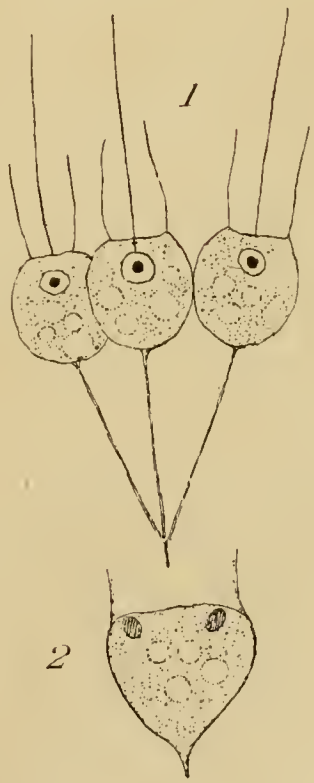
Nous n'avons fait que peu d'observations sur cette espèce.

Le corps est globuleux, d'un diamètre de 10 à 15 μ ; il est muni d'une très longue collerette.

Le noyau ressemble comme structure à celui des *Codonosiga*.

Nous n'avons rencontré que trois aspects de la division : un stade tonnelet, dans lequel on apercevait deux masses chromatiques réunies par un trabécule de même couleur ; un stade analogue rappelant davantage la division d'un *Monas*, et enfin un individu en bipartition possédant deux noyaux à l'état de repos.

On ne saurait tirer aucune conclusion d'observations aussi fragmentaires.



T. X. *Codonocladium umbellatum*, fig. 1-2.

Nous avons rencontré quelques espèces de *Salpingœca* : dans ce genre, les individus sont munis d'une collerette comme

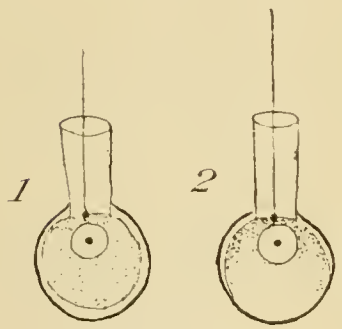
(1) D'après Senn : *Loc. cit.*, p. 125.

dans les espèces précédentes, mais ils habitent à l'intérieur d'une chambre de nature chitineuse et dont la forme est variable ; on en compte une vingtaine d'espèces qu'il est assez difficile de distinguer les unes des autres.

Genre *Salpingœca*.

(T. XI, fig. 1-2.)

Une première espèce est très voisine du *S. convallaria* Stein ; la coque est sessile, de forme arrondie ; l'ouverture de la chambre est moins grande que dans le *S. convallaria* ; la collerette est aussi plus allongée et elle est cylindrique.



T. XI. *Salpingœca* sp., fig. 1-2.

Le cytoplasme est séparé de la coque par un intervalle plus ou moins large ; il est clair et vacuolaire.

Le noyau est relativement volumineux ; son diamètre est de 4 à 5 μ ; il est situé à l'avant presque au contact de la surface ; le flagellum, qui est très long, s'insère sur un petit blépharoplaste ; ce dernier n'est séparé du noyau que par un très faible intervalle.

Le noyau ne possède qu'un tout petit nucléole ; aussi la zone de nucléoplasme incolore est-elle plus large qu'à l'ordinaire.

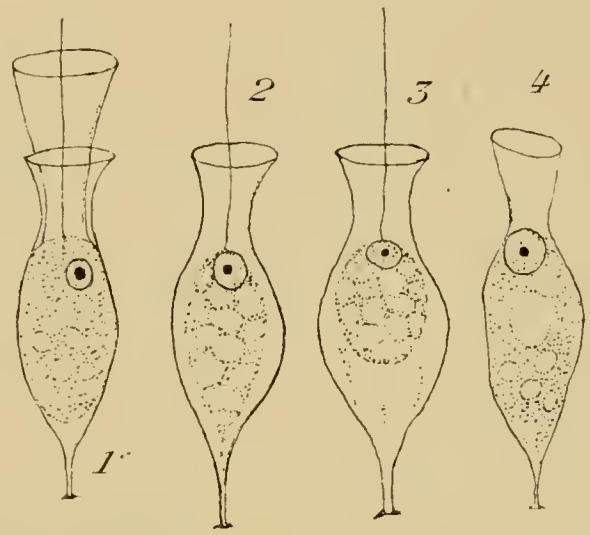
Nous n'avons pas réussi à observer la division nucléaire dans cette espèce.

Le *Salpingœca amphoroidium* (T. XII, fig. 1-4), nous a montré également de gros noyaux atteignant 5 μ : leur diamètre dépassait parfois celui du col de l'amphore qui sert de coque ; ces noyaux avaient un tout petit nucléole.

Le *Salpingœca vaginicola* (T. XIII, fig. 1-2) possédait des noyaux plus petits et plus éloignés de la surface. Cette espèce

est d'ailleurs excessivement difficile à fixer; on voit le flagellum s'agiter en hélice, puis brusquement le corps se contracter tout d'une pièce et se retirer à l'intérieur de la coque.

Nous ferons rentrer ici dans le genre *Salpingœca* un organisme chez lequel le protoplasma est contenu à l'intérieur d'une coque épaisse et de couleur jaune brun; nous avons été longtemps sans reconnaître la nature de ces formations, et c'est tout à fait par hasard que nous avons vu sortir de ces sortes de kystes un prolongement de protoplasma muni d'une collerette et portant un flagellum.



T. XII. *Salpingœca amphoroidium.*

Salpingœca minor sp. nov.

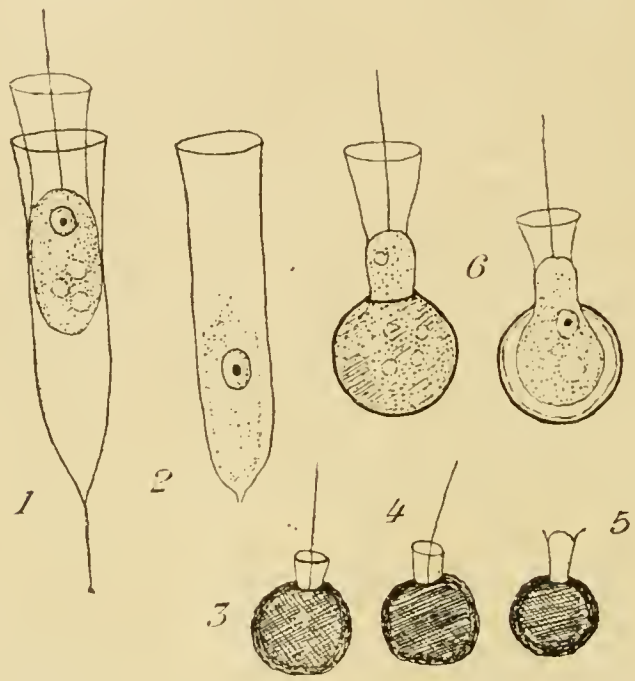
(T. XIII, fig. 3-5.)

La coque est sphérique, épaisse, de couleur jaune brun, et d'un diamètre de 8 à 12 μ; la coque présente en un point une ouverture circulaire qui donne passage à une collerette et à un long flagellum; parfois le protoplasma portant la collerette proémine plus ou moins au-dessus de la coque.

Les détails internes ne se distinguent pas à cause de l'opacité de la coque.

Nous ignorons comment l'espèce se multiplie, et nous ne serions pas autrement surpris si on arrivait plus tard à démontrer que cette espèce n'est que le stade d'enkystement d'un *Salpingœca* ordinaire.

Nous avons également figuré une autre forme analogue, mais plus grosse ; la membrane était plus mince, mais la forme générale restait la même (T. XIII, fig. 6).



T. XIII. *Salpingœca vaginicola*, fig. 1-2. — *Salpingœca minor*, fig. 3-5. *Salpingœca* sp., fig. 6.

Spongomonas minima sp. nov.

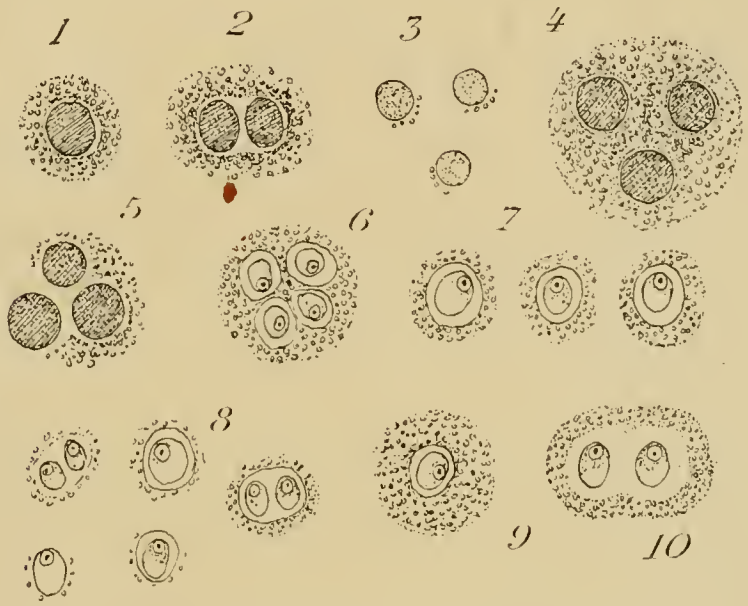
(T. XIV, fig. 1-10.)

Nous avons eu l'occasion de rencontrer à deux reprises différentes, à Paris et dans la Sarthe, un très curieux organisme ; il s'était développé abondamment dans de l'eau contenant divers débris végétaux.

Les cellules sont excessivement petites ; leur diamètre varie entre 4 et 8 μ ; elles sont sphériques, plus rarement de forme ovale ; elles sont isolées ou réunies en colonies, de deux, quatre ou huit individus (T. fig. 1-10).

En dehors de la membrane, se trouve une couche de gelée granuleuse : celle-ci se colore en vert par le vert de mé-

thyle lorsqu'on fait agir le réactif sur les colonies vivantes ; cette enveloppe est d'épaisseur très variable et colorée en jaune par de la rouille ; on rencontre çà et là des cellules qui sont dépourvues de cette couche granuleuse ou qui n'en montrent que des traces (T. XIV, fig. 3).



T. XIV. *Spongomonas minima*, fig. 1-10.

La présence de cette gelée granuleuse qui entoure les cellules et les colonies conduit à penser que notre organisme doit être rapproché des *Spongomonas*.

On connaît trois espèces de *Spongomonas* : *S. uvella* St., *S. intestinum* St., *S. discus* St. (1) ; ces deux dernières pourraient même être réunies en une seule très probablement ; elles semblent correspondre au *Monas consociata* Fres. et au *Phalansterium intestinum* de Cienkowski.

Dans notre espèce, les colonies ne s'unissent pas en une masse de forme déterminée comme dans les *Spongomonas* déjà décrits ; elles sont dispersées dans la culture et restent indépendantes ou se touchent à peine.

(1) Stein : *Loc. cit.*, pl. VI.

D'un autre côté, les cellules sont beaucoup plus petites ; alors que le diamètre varie chez les autres *Spongomonas* entre 8 et 12 μ, nous venons de voir que dans notre espèce le diamètre est de 4 à 8 μ.

Nous devons ajouter que, malgré tous nos efforts, il nous a été impossible jusqu'ici de voir nettement les flagellums ; nous sommes arrivé à douter de leur existence pendant la période de la vie en colonie.

La chose nous a d'autant plus étonné que Stein figure deux longs flagellums insérés à la partie antérieure de toutes les cellules placées à la surface des grosses colonies ; il faut croire que dans ces dernières les flagellums, par suite de la dimension plus grande des cellules, sont plus faciles à apercevoir.

En l'absence de renseignements sur le nombre des flagellums dans notre espèce, nous ne la plaçons qu'avec doute parmi les *Spongomonas* ; nous la désignerons, à cause de sa petite taille, sous le nom de *S. minima*.

Après l'action des réactifs colorants sur les cellules, on arrive à distinguer parfaitement un noyau sphérique possédant un nucléole central ; ce noyau ne dépasse guère 1 μ en diamètre ; il a une position déterminée dans la cellule ; il est en contact avec la membrane en un point qui doit correspondre à la partie antérieure des zoospores (T. XIV, fig. 8-10).

Les cellules se multiplient par division longitudinale ; nous avons même cru apercevoir un stade tonnelet ; mais comme on arrive à la limite de la vision distincte, il est impossible de préciser.

La nutrition dans cet organisme ne peut avoir lieu que par osmose ; il est même assez difficile de comprendre comment elle s'accomplit utilement au travers de l'épaisse couche de gélatine qui entoure les cellules.

Nous pensons que les petites cellules qui sont encore

dépourvues de cette enveloppe sont des zoospores qui viennent de passer à l'état de repos (T. XIV, fig. 3) ; mais nous devons ajouter que jamais nous n'avons eu l'occasion d'observer ces cellules en mouvement.

Cet organisme, par le mode d'assemblage des cellules en colonies semblables à celles d'une algue, par la présence d'une enveloppe épaisse granuleuse qui nécessite une nutrition saprophytique, par la petitesse des noyaux est certainement un des représentants les plus intéressants du groupe des Flagellés.

Bien que nous ayons l'intention de résumer, à la fin de ce mémoire, les conclusions d'ensemble, il n'est pas inutile sans doute de signaler ici les points les plus importants qui viennent d'être abordés dans cette étude des Flagellés.

A) La découverte d'un monde particulier de division nucléaire dans les espèces du genre *Bodo* paraît devoir être fertile en conséquences ; nous y voyons à l'heure actuelle une sorte de transition entre le type décrit par Wahlkampf et par nous chez l'*Amœba limax* et l'haplomitose des Euglériens : le nucléole se divise pour fournir les deux calottes polaires et la répartition de la chromatine qui se fait sous forme variable de granulations, de bâtonnets ou de chromospires semble être assez imparfaite.

B) On peut opposer ce mode de division à la téléomitose normale, telle que nous l'avons rencontrée chez les *Cercomonas, Monas, Anthophysa, Trepomonas* ; on y voit exactement, comme chez les Amibes du type *A. Gleichenii*, un fuseau, une plaque équatoriale, un stade tonnelet, avec un nombre de chromosomes qui paraît fixe pour chaque espèce.

C) Les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau sont nettes chez beaucoup de Flagellés ; actuellement, il semble qu'il y ait un rapport étroit entre la présence du blépharoplaste, du rhizoplaste, du condyle et l'existence de la téléomitose normale.

D) L'*Anthophysa vegetans* nous fournit un exemple très

intéressant d'autophagie sexuelle, dans ce qu'elle a de plus simple. Il serait du plus haut intérêt d'obtenir la germination des kystes, car vraisemblablement c'est à ce stade que se produit la réduction chromatique.

QUATRIÈME PARTIE

LES ALGUES INFÉRIEURES.

Les organismes que nous avons étudiés jusqu'ici dans ce travail sont ou bien des Rhizopodes ou bien des Flagellés ; ceux qui nous restent à décrire appartiennent à des groupes qui possèdent des affinités végétales incontestables : Chloromonadinées, Cryptomonadinées, Eugléniens, etc.

Ainsi que nous l'avons écrit à diverses reprises, le caractère végétal apparaît dans ces groupes comme une conséquence d'un changement dans le mode de nutrition et de l'apparition de la chlorophylle ; il ne faut pas s'étonner, d'autre part, de la ressemblance de ces êtres avec les Flagellés ordinaires, puisqu'ils en dérivent directement.

Dans un problème de la nature de celui-ci, l'intérêt ne consiste pas, comme on semble le croire trop souvent, à dire de deux organismes inférieurs qui se ressemblent étroitement : celui-ci est un animal ; celui-là est un végétal. La question est toute différente.

Il s'agit de mettre en évidence les diverses causes qui ont présidé à l'évolution de la série animale et de la série végétale, de rechercher parmi ces causes celles qui ont eu l'influence prédominante, de reconnaître à quel niveau ces causes ont commencé d'agir et quels en ont été les effets.

Or, dans le cas qui nous occupe ici, il devient de plus en plus évident que les groupes d'Algues inférieurs se rattachent aux Flagellés dont ils dérivent directement ; parmi ces groupes, les uns se terminent en cul-de-sac, alors que les autres se continuent par les Algues supérieures.

L'objet d'un travail comme celui-ci est de chercher à approfondir de plus en plus les secrets de l'organisation et du développement de ces organismes inférieurs ; on arrivera

ainsi progressivement à pouvoir établir la filiation directe et les affinités des groupes.

Prenons les Eugléniens par exemple : en montrant que chez tous ces êtres, le noyau se divise par haplomitose, nous avons donné la preuve que les Eugléniens constituent bien un groupement homogène ; nous savons qu'il est sur une ligne d'évolution très différente de celle des Chlamydomonadinées qui possèdent la téléomitose.

Or Eugléniens et Chlamydomonadiens dérivent des Flagellés : nous devons par conséquent trouver chez ces ancêtres des traces tout au moins de ces deux modes de divisions en apparence si différents.

Déjà il nous a été donné d'établir qu'en effet, toute une série de Flagellés, comme les *Monas*, les *Trepomonas*, les *Anthophysa*, etc., possèdent une téléomitose normale, alors que le groupe des *Bodo* montre une division nucléaire se rapprochant de l'haplomitose.

Nous tirerons, le moment venu, de ces faits les conclusions qu'ils comportent ; mais on peut prévoir que dans l'ensemble des organismes inférieurs, nous devons nous heurter parfois à des cas qui paraissent tout à fait exceptionnels, parce qu'un certain nombre de chaînons manquent, ont disparu, ou bien sont simplement encore ignorés.

Nous allons constater un fait de ce genre dans le premier groupe que nous allons étudier, celui des Chloromonadinées.

I

Chloromonadinæ Senn.

On a réuni sous ce nom un certain nombre de genres dont la plupart sont encore très mal connus.

Les cellules sont recouvertes par un périplaste nettement délimité, mais très mince ; elles sont plus ou moins métaboliques ; la plupart possèdent des chloroleucites ; il n'existe

pas de point oculiforme ; le produit d'assimilation est de l'huile ; à la partie antérieure se trouve un système de deux ou trois vacuoles contractiles. La nutrition est saprophytique et holophytique ; la multiplication se fait par division de cellules à l'état de repos et parfois recouvertes d'une épaisse couche de gélatine. Kystes sphériques recouverts d'une épaisse membrane ou d'une large enveloppe de gélatine.

Le tableau suivant, dû à G. Senn (1), permet de déterminer les genres appartenant à cette famille.

A. Deux flagellums.

a) Flagellums de longueur variable : l'un est plus long que le corps ; le second est très court : *Chloramœba*.

b) Flagellums de longueur sensiblement égale et des chromatophores ; jamais de pseudopodes.

I. Formation ressemblant à des trichocystes dans la couche externe du cytoplasme : *Rhaphidomonas*.

II. Absence de ces formations : *Vacuolaria*.

B) Pseudopodes sur la face ventrale ; pas de chromatophores : *Thaumatomastix*.

B. Un flagellum.

a) Partie antérieure avec trichocystes : *Merotricha*.

b) Pas de trichocystes : *Cœlomonas*.

G. Senn fait remarquer que les seuls genres bien caractérisés sont les *Vacuolaria*, *Chloramœba*, *Rhaphidomonas* et *Thaumatomastix* ; le genre *Cœlomonas* doit être réuni probablement aux *Vacuolaria* et le genre *Merotricha* aux *Raphidomonas*.

On ne pourra arriver à des conclusions fermes que lorsqu'on connaîtra mieux l'organisation de ces genres : il est probable que la connaissance de la structure du noyau et de son mode de division pourra servir, comme chez les

(1) Senn : *Loc. cit.*, p. 170.

Eugléniens, à rapprocher certains genres et à en éloigner d'autres.

Le genre *Vacuolaria* est le type de la famille ; aussi était-il intéressant d'étudier avec détail l'élément nucléaire dans une espèce ; c'est ce que nous avons entrepris de faire avec le *V. virescens* ; nous avons été surpris de trouver là quelque chose de très différent de ce que nous avions rencontré jusqu'ici.

Vacuolaria virescens Cienk.

(Pl. XVI, Pl. XVII.)

Nous avons rencontré cette espèce dans les environs de Poitiers.

Le corps en ovale, globuleux ou même pyriforme ; à la moindre pression, il présente des déformations plus ou moins accentuées ; les zoospores possèdent deux longs flagellums insérés dans une sorte d'échancrure antérieure ; l'un des flagellums est dirigé en avant, l'autre est rabattu sur le corps et traîné à l'arrière (Pl. XXVI, fig. 1).

Les auteurs ne sont pas complètement d'accord sur le fonctionnement des vacuoles contractiles. Nous avons vérifié la description de Klebs (1) qui nous paraît exacte : une grosse vacuole, arrivée à son maximum d'extension, reste un instant stationnaire, puis se vide lentement jusqu'à disparition complète. Pendant cette contraction, une seconde vacuole apparaît qui met 1/2 minute environ à atteindre son volume normal ; celui-ci reste constant pendant une à deux minutes et la systole se produit comme pour la première ; cette vacuole prend naissance aux dépens de plusieurs petites. On constate d'ailleurs des variantes sans importance. Nous avons cru voir, au moment où la grosse vacuole se contracte, un fin canal qui la faisait communiquer avec l'extérieur.

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 393.

Le périplaste qui recouvre le corps est une couche mince qui d'ordinaire se colore peu par le carmin, l'hématoxyline, la fuchsine acide, etc. ; elle prend, d'après Klebs, une teinte jaune avec le chlorure de zinc iodé ; elle est réfringente et homogène.

Sous le périplaste, on remarque d'une façon à peu près constante de petits éléments globuleux ou aplatis, plus ou moins rapprochés ; avec l'hématoxyline, ils prennent une coloration gris fer. Comme la membrane est fort mince, il semble parfois que ces globules sont superficiels ; mais on finit toujours par reconnaître avec un peu d'attention qu'ils sont situés sous la membrane (Pl. XXV-XXVI).

Ces formations nous paraissent assez répandues chez les Flagellés et les êtres qui en dérivent.

On pourrait, en effet, les rapprocher des granulations qui existent sous la membrane de certaines espèces d'Euglènes, par exemple chez l'*Euglena granulata* (1).

« Sous la membrane qui est fortement striée en spirale, on trouve de nombreuses granulations disposées régulièrement ; elles se colorent par le picro-carmin et l'hématoxyline en lie de vin ou en noir ; elles sont situées en contact immédiat avec la membrane ; ces corpuscules sont probablement en rapport avec la sécrétion du mucus, comme chez l'*Euglena velata*, mais avec des différences de forme très caractéristiques, puisque dans cette dernière espèce, les éléments colorables sous-cuticulaires ont l'aspect de bâtonnets (2). »

Nous rapporterions volontiers également à ces mêmes éléments les formations analogues que l'on rencontre parfois chez le *Monas vivipara* ou chez les formes dissociées de l'*Anthophysa vegetans*.

Il est difficile, d'autre part, de ne pas comparer les granulations chromatophiles du *Vacuolaria virescens* avec les

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série).
(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 77 du tirage à part.

prétendus trichocystes des *Raphidomonas* et des *Merotricha*.

Que l'on veuille bien se reporter à la description du mode de formation du mucus chez l'*Euglena velata*, telle qu'elle a été donnée par Klebs et par nous, et on arrivera à la conviction que les éléments chromatophiles du périplaste chez les *Chloromonadiens* sont semblables à ceux des Eugléniens et qu'ils ont un rôle identique dans la formation du mucus. La différence entre ceux des *Vacuolaria* et ceux des *Rhaphidomonas* rappelle exactement la différence constatée à cet égard entre l'*Euglena velata* et l'*Euglena granulata*.

En résumé, si nos vues sont exactes, la formation du mucus chez les Chloromonadiens est en relation, comme chez les Eugléniens, avec des granulations ou des bâtonnets chromatophiles qui sont disposés sous le périplaste ou à l'intérieur même de cette membrane ; il n'existe, par suite, aucune raison de comparer ces éléments à des trichocystes.

Ordinairement, on peut distinguer deux zones dans le cytoplasme ; une zone externe achromatique et une chambre centrale chromatophile qui renferme à son intérieur le noyau.

La chose nous paraît d'autant plus intéressante qu'elle constitue une exception chez les organismes inférieurs ; il est également remarquable de constater, dans l'importance de ces deux parties, des différences considérables selon les individus (Pl. XXVI, fig. 2-12).

La zone externe qui est limitée par le périplaste renferme les chloroleucites et les vacuoles ; le protoplasma montre un aspect gélatineux assez dense sans structure apparente ; les chloroleucites qui sont logés à son intérieur ont la forme de disques ou sont parfois allongés en bâtonnets ; ils sont en nombre très variable selon les individus et plus ou moins rapprochés les uns des autres ; les plus extérieurs touchent directement au périplaste ; les plus internes bordent la couche chromatophile ; dans le cas où cette dernière manque, on les rencontre jusqu'au voisinage immédiat du noyau

(Pl. XXVI, fig. 5-6) ; ces corpuscules chlorophylliens ont une structure homogène et ils sont peu sensibles à l'action des réactifs colorants ordinaires, tels que l'hématoxyline ou le picro-carmin.

L'absence d'amidon, avec un système chlorophyllien aussi développé, est un fait assez surprenant : peut-être est-il en rapport avec la quantité de substance carbonée sécrétée sous une autre forme, celle de mucus gélatineux exsudé au dehors ou imprégnant le protoplasma.

Le mucus qui filtre au dehors du périplaste est à différents degrés de consistance ou d'épaisseur : tantôt, comme sur les individus en mouvement, c'est une sorte de nuage dont il est impossible de fixer les limites précises ; tantôt, comme sur certaines cellules au repos ou en division, sa limite externe devient fort nette ; elle peut même prendre une légère teinte rouge par le picro-carmin ; son épaisseur est alors quelquefois très grande, et rappelle les formations de même nature qui entourent les cellules de certaines Desmidiées et Conjuguées ; c'est particulièrement autour des kystes que nous avons constaté la présence d'une enveloppe gélatineuse très épaisse (Pl. XXVII, fig. 8-9).

Le système des vacuoles ordinaires se trouve dans la zone externe de protoplasma, mais on le distingue mal sur les individus fixés et colorés par les réactifs ; sur ceux-ci, on ne trouve, en général, qu'une très grande vacuole plus ou moins aplatie et déformée qui s'étend entre le périplaste et la couche chromatophile ; certaines cellules présentent, en outre, une ou deux vacuoles plus petites (Pl. XXVI, fig. 3-8).

La zone interne est formée par un protoplasma qui est surtout sensible à l'action du picro-carmin ; les autres réactifs, et en particulier l'hématoxyline, ne différencient pas cette couche avec la même netteté.

Quand nous aurons décrit les diverses manières d'être de cette zone interne de protoplasma chromatophile, on ne sera

pas surpris des difficultés que nous avons éprouvées pour interpréter la structure du noyau lui-même.

Lorsque la zone interne chromatophile possède un contour net qui la sépare de la zone externe, elle semble faire partie du noyau ; la plupart des histologistes, en face de cet aspect unique, n'auraient aucune hésitation ; ils décriraient le noyau comme étant formé par un gros corpuscule central semblable à un nucléole et entouré par une zone de nucléoplasme chromatique (Pl. XXVI, fig. 3-10).

Mais comme il est des cas, peu nombreux, il est vrai, où cette zone manque, le noyau, avec cette interprétation, serait réduit au pseudo-nucléole (Pl. XXVI, fig. 5-6).

Il nous a fallu, pour arriver à une interprétation satisfaisante, étudier un grand nombre d'individus; voici ce que nous avons constaté.

Le gros corpuscule sphérique central, que l'on pourrait confondre avec un nucléole, représente, en réalité, un noyau qui se rapproche par certains côtés du macronucleus des Infusoires ciliés ; lorsque la substance chromatique de ce corpuscule s'étend jusqu'à la membrane nucléaire, celle-ci peut passer inaperçue (Pl. XXVI, fig. 6) ; mais assez fréquemment, il existe un intervalle incolore entre le nucléoplasme et la membrane nucléaire, et celle-ci est alors très nette, avec un double contour (Pl. XXVI, fig. 4, 8, 11, 12).

On pourrait discuter sur la nature de cet intervalle incolore, situé entre le nucléoplasme et la membrane ; il est possible qu'il soit dû parfois à une sorte de contraction du nucléoplasme sous l'action des agents fixateurs ; mais on s'explique mal que cette contraction n'ait pas lieu dans toutes les cellules. D'autre part, il semble bien que dans certains cas tout au moins, cet intervalle soit rempli par une sorte de substance incolore et dense.

Le nucléoplasme qui constitue la masse du noyau est très dense et se colore fortement par l'hématoxyline et le picrocarmin ; sa structure se présente le plus souvent comme

homogène ; toutefois, nous avons aperçu, chez certains individus, une structure finement granuleuse. Nous ignorons s'il faut voir dans ces différences une action des réactifs ou le résultat d'une structure variable avec les circonstances. Lorsque le nucléoplasme est granuleux, le noyau des *Vacuolaria* offre une grande ressemblance avec le macronucleus des infusoires ciliés. Il s'en rapproche encore davantage, lorsqu'il présente en son milieu des corpuscules nucléolaires : ceux-ci sont souvent au nombre de deux ; leur forme est sphérique (Pl. XXVI, fig. 6-9).

Nous avons rencontré un individu chez lequel cette substance nucléolaire était disposée en petits amas à la surface du nucléoplasme (Pl. XXVII, fig. 7).

Les limites du noyau étant maintenant bien délimitées, il nous est facile d'établir les diverses manières d'être de la zone chromatophile interne du protoplasma.

1° Ce protoplasma est abondant ; il forme alors quelquefois une couche très régulière autour du noyau ; sur d'autres cellules, la surface externe devient irrégulière à contour polygonal ; sur d'autres encore l'irrégularité s'accentue et le noyau en vient à occuper une position excentrique ; plus rarement, on observe dans cette zone une première couche dense entourant le noyau et une seconde couche vacuolaire entourant la première (Pl. XXVI, fig. 7).

2° Le protoplasma chromatophile est peu abondant ou manque (Pl. XXVI, fig. 5-6 ; Pl. XXVII, fig. 9).

Un cas intéressant est celui-ci : de la couche mince qui entoure le noyau, on voit partir un réseau chromatophile qui s'étend jusqu'au périplaste (Pl. XXVI, fig. 4).

Lorsque l'endoplasme chromatophile manque, les chloroleucites se voient jusqu'au contact même du noyau.

On serait tenté d'appliquer au protoplasma chromatophile des *Vacuolaria* l'expression de *chromidium* ou de *réseau chromidial* au sens d'Hertwig.

Nous avons vu, dans la première partie de ce mémoire,

qu'Hertwig avait appelé l'attention sur une substance qui se colore d'une façon intense, comme la chromatine sous l'action du carmin boracique; elle forme, en général, un anneau à la périphérie du corps des Arcelles, mais elle peut s'étendre en amas irrégulier dans le cytoplasme ; le réseau chromidial et le réseau protoplasmique se confondent dans les kystes.

Il y a bien une certaine analogie entre la substance chromatophile des *Vacuolaria* et le *chromidium* des Arcelles ; le meilleur réactif colorant est dans les deux cas le carmin ou ses dérivés : cette substance est en proportion variable; elle peut disparaître complètement ; cette substance se produit en abondance dans des organismes à très gros noyaux chargés de chromatine ; dans les *Vacuolaria* et les *Arcella*, le diamètre atteint souvent 12 μ.

Mais nous sommes arrêté dans cette comparaison qui semble pourtant s'imposer par un scrupule : à tort ou à raison, nous supposons que chez les *Vacuolaria*, la substance chromatophile sert à la formation du mucus qui est si abondant dans cette espèce. Hertwig et ses élèves admettent, par contre, que le réseau chromidial chez les Arcelles et ailleurs peut donner directement naissance à de nouveaux noyaux. Nous avons donné précédemment la preuve que cette hypothèse de l'origine des noyaux aux dépens du chromidium ne repose sur aucune observation sérieuse; mais comme nous ignorons, en fait, le rôle du réseau chromidial, nous ne voudrions pas, en donnant le même nom au cytoplasme chromatophile des *Vacuolaria*, faire croire que partout ces formations jouent un rôle dans la production du *mucus*.

En résumé, si nous ne voyons aucun inconvénient à désigner sous le nom de chromidium ou de réseau chromidial, le cytoplasme chromatophile des organismes inférieurs, c'est à condition qu'on ne veuille pas attacher à ces formations un rôle dans la genèse des noyaux ; le rôle du chromidium n'est pas nécessairement le même chez tous les organismes,

et à dire vrai, nous ignorons encore en quoi il consiste exactement.

Sous ces réserves, nous pensons qu'il y a avantage pour la terminologie à désigner sous le nom de chromidium et de réseau chromidial le protoplasma chromatophile des *Vacuolaria*.

Nous avons cherché à voir comment se comporte le noyau des *Vacuolaria* pendant la division.

La bipartition du corps se fait à l'état de repos et sous une couche de gélatine plus ou moins épaisse.

Bien que nous ayons passé beaucoup de temps à cette recherche, nos résultats sont incomplets. Si nous pouvions accorder une confiance absolue à la fig. 10 (Pl. XXVII), nous serions en droit de conclure que la division du noyau est directe ; en effet, on voit dans cette figure la masse chromatique du noyau qui, sans autre différenciation interne, se sépare en deux moitiés : autour se trouve le *chromidium*. Mais nous avons quelque doute sur la nature de cette cellule et il pourrait se faire qu'il s'agisse d'un organisme autre que le *Vacuolaria*.

Dans les autres exemples qui se rapportent avec certitude au *Vacuolaria virescens*, le noyau est déjà séparé en ses deux moitiés ; chaque masse chromatique est sensiblement homogène, sans aucune trace de chromosomes ; nous n'avons pas vu davantage de nucléoles ; ces masses ne sont pas exactement sphériques ; elles sont plus allongées perpendiculairement à l'axe de division. Le réseau chromidial qui les entoure est parfois très net et assez étendu ; sur d'autres individus, on le distingue à peine (Pl. XXVII, fig. 1-5).

Au moment où l'échancrure se produit, les deux noyaux sont encore assez rapprochés l'un de l'autre, et on voit, en général, un espace incolore entre la membrane nucléaire et la chromatine.

Il semble extrêmement probable que la division du noyau

des *Vacuolaria* a lieu, sans formation de chromosomes ni de spirème, par un simple étranglement.

Dans les colonies plus âgées, les deux noyaux occupaient le centre de la cellule, et nous constations autour de la masse chromatique un espace incolore annulaire qui la séparait de la membrane (Pl. XXVII, fig. 5).

Dans les kystes, la surface du protoplasma est limitée par une membrane épaisse, munie de protubérances ; autour s'étend une couche très épaisse, de gélatine. A l'intérieur de ces kystes sphériques se trouvent de nombreux chloroleucites qui s'étendent jusqu'au noyau ; celui-ci occupe le centre du kyste ; il est exactement sphérique ; sa structure est dense et homogène ; le réseau chromidial paraît manquer. Ces kyste sont un diamètre de 40 μ environ ; avec la couche de gélatine qui les entoure, le diamètre atteint 90 μ (Pl. XXVI, fig. 8-9).

Cet organisme, qui est le type de la famille des Chloromonadinées, possède une organisation très intéressante ; cet intérêt vient de la structure de son noyau, de l'existence d'un *chromidium* et de la présence de chloroleucites ; mais il semble actuellement impossible de préciser ses affinités ; on n'entrevoit même pas son point de contact avec les Flagellés. Senn admet que les Chloromonadinées sont dérivées de formes semblables à celle des *Monas* ou des *Bodo*. Ce savant rappelle, d'autre part, que Luther en 1898 (1) leur attribuait une parenté étroite avec quelques algues vertes, spécialement avec les *Chlorosaccus* et les zoospores de *Conferva* et de *Botrydiopsis* ; mais Senn a soin d'ajouter que les organismes lui paraissent déjà trop différenciés pour être envisagés comme ancêtres de ces algues. Disons encore que Schenck, utilisant dans sa classification des Thallophytes le caractère d'inégalité dans la longueur des flagellums, place le *Chlo-*

(1) Luther : *Uber Chlorosaccus* (Bihang til. Kongl. S. akad. Handlingar, Bd. XXIV, nº 13, 1898).

ramœba heteromorpha à la base des *Heterecontæ*, au voisinage des *Conferva* (1).

Il y a lieu de réagir contre des groupements de cette nature ; l'étude du noyau des *Vacuolaria* montre que ce type, et probablement ceux qui sont groupés autour de lui, forment un îlot complètement isolé aussi bien du côté des Flagellés que du côté des algues inférieures ; peut-être arrivera-t-on par la suite à relier cet îlot à la terre ferme ; mais actuellement la chose est imposible.

II

CRYPTOMONADINÉE

Les Cryptomonadinées forment un petit groupe d'algues chez lesquelles il existe des chromatophores de différentes couleurs : le point de contact avec les Flagellés se fait par l'intermédiaire d'une forme incolore saprophytique, le *Chilomonas Paramœcium* ; on y place également quelquefois une autre espèce incolore, le *Botryomonas natans* Schmidle.

On a alors le tableau suivant tel que le donne G. Senn :

A. Sans chromatophore.

a) Pas de stade palmelloïde : *Chilomonas*.

b) Individus inclus dans une masse gélatineuse avec stries concentriques et ramifiée dichotomiquement : *Botryomonas*.

B. Avec un ou deux chromatophores.

a) Deux chromatophores de couleur verte.

Bleue ou brune : *Cryptomonas*.

b) Un seul chromatophore de couleur rouge : *Rhodomonas*.

Nous avons étudié, il y a longtemps, et à deux reprises différentes, le développement et l'organisation des *Cryptomonas* (2). Dans ces premières recherches, nous avons

(1) Strasburger : *Lehrbuch der Botanik*, 9e édition, 1907.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Cryptomonadinæ et les Euglenæ* (le Botaniste, 1re série, 1889). — *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (le Botaniste, 2e série, 1890, p. 46).

démontré l'inexactitude des résultats annoncés par Kunstler, qui décrivait chez les *Cryptomonas* un *estomac*, un *intestin*, une *chambre incubatrice*, des *embryons*, etc. ; nous donnions, en outre, de nombreux détails sur la structure et le mode de reproduction de ces êtres.

Cette nouvelle étude est entreprise à un autre point de vue ; nous avons cherché à suivre dans tous ses détails la division du noyau dans un genre de cette famille.

1° *Chilomonas Paramæcium* Ehbg.

(Pl. XXVIII-XXXI.)

Cette espèce est très commune dans les infusions et facile à reconnaître au milieu des autres Flagellés ; nous l'avons rencontrée fréquemment en cultures abondantes et presque pures ; c'est en profitant d'une de ces cultures dans laquelle la multiplication était très active que nous avons réussi à observer tous les stades de la division.

Les zoospores ont une longueur de 30 à 40 μ sur 10 à 14 μ de largeur. Senn résume leurs caractères de la manière suivante (1) :

Corps allongé, tronqué à l'avant, quelque peu aminci à l'arrière et recourbé, de forme fixe ; deux flagellums de la longueur du corps s'insèrent à la partie supérieure de l'échancrure pharyngienne ; celle-ci s'étend en pharynx jusqu'au milieu du corps. Le périplaste est mince, lisse et particulièrement ferme ; nombreux grains d'amidon dans le protoplasma ; à l'avant, une vacuole contractile. Noyau vésiculeux, avec une épaisse membrane nucléaire et « vielleicht auch mit Kernrindenschicht » ; le mouvement a lieu, sous diverses influences, avec la partie postérieure du corps dirigée en avant (Jennings). Nutrition saprophytique. Multiplication par division longitudinale pendant la locomotion. Kystes durables par contraction du contenu et formation

(1) Senn : *Loc. cit.*, p. 167.

d'une épaisse membrane ; le périplaste primitif entoure le kyste d'une pellicule plissée (Fisch).

Il y a lieu de reprendre chacun de ces points en particulier.

Le corps est plus ou moins aplati et dissymétrique ; la face dorsale est légèrement bombée, alors qu'il existe une échancrure antérieure sur la face ventrale ; cette échancrure commençant en une sorte d'entonnoir qui se prolonge ensuite en un sillon assez profond jusqu'à mi-hauteur ; c'est ce sillon qui donne l'illusion d'un pharynx ; les bords de ce sillon et sa face interne sont, en effet, tapissés par de fins granules serrés les uns contre les autres ; lorsqu'on regarde la cellule suivant la plus grande largeur, ce sillon produit l'effet d'une cavité interne, de forme cylindrique, à paroi granuleuse ; en réalité, et nous le constaterons à nouveau au moment de la division, il s'agit d'un simple repli du corps analogue à ceux que l'on trouve chez un certain nombre d'organismes flagellés, comme les *Trepomonas*, les *Oxyrrhis*, etc. (Pl. XXVIII, fig. 1-7).

Le périplaste est indiqué comme mince et *lisse* ; en réalité, la membrane possède une structure caractéristique ; elle présente, vue de face, des lignes très rapprochées de fines ponctuations ; ces lignes font un angle de 45° environ avec l'axe du corps ; en coupe optique, la membrane montre des striations nombreuses perpendiculaires à la surface ; cette apparence correspond peut-être à un système de petits canalicules traversant la membrane, mais nous ne saurions l'affirmer (T. XV, fig. 1).

Le bord droit du corps, qui correspond à la face dorsale, est plus long que le bord gauche qui appartient à la face ventrale ; le corps semble ainsi être tronqué obliquement ; c'est dans la proéminence du bord droit que se trouve logée la vacuole contractile, et celle-ci vient s'ouvrir par un fin canal dans l'échancrure ; c'est également dans cette échancrure que viennent s'insérer les deux flagellums.

Malgré nos efforts, il nous a été jusqu'ici impossible de mettre en évidence le nodule d'insertion et le très long rhizoplaste qui, d'après Prowazek, va se terminer à l'extrémité postérieure du corps (1).

Nous nous contenterons de reproduire la courte description qu'il en donne.

« Die beiden Geisseln der *Chilomonas paramœcium* enspringen im oberen Teil des Schlundes von « einem » Basalkorn, von dem gegen das Zellinnere ein zunachst aus zwei Fibrillen bestehender Rhizoplast an der dorsalen Seite des « Schlundes. » direct am Kern vorbei bis gegen die innere Wand der schnabelartigen Umbiegung des Zelleibes abgeht, um hier mit einem minutiosen Korn zu endigen. In der Schlundgegend scheint der Rhizoplast von einer mit EH sich schwarzenden Scheide umgeben zu sein (2). »

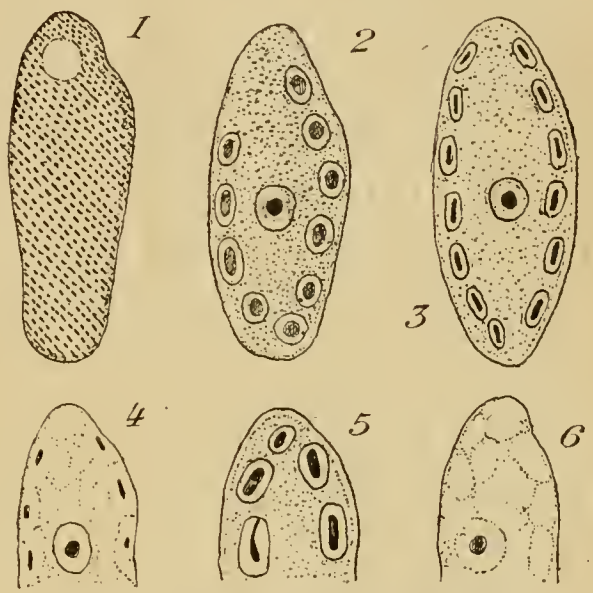
Nous avons bien vu, au moment de la division nucléaire, — et nous reviendrons sur ce point intéressant, — le noyau émettre un prolongement jusqu'au point d'insertion des flagellums ; mais rien de semblable ne semble exister lorsque le noyau est à l'état de repos ; aussi, malgré la netteté du dessin fourni par Prowazek, peut-on se demander si ce savant n'a pas été trompé par un des aspects du noyau en division.

Les granulations qui tapissent le sillon pharyngien possèdent les réactions générales du protoplasma ; on peut donc les considérer comme étant de nature azotée ; elles sont disposées en ligne verticale ; c'est du moins ainsi qu'elles se présentent lorsqu'on les observe dans les individus en multiplication (Pl. XXXI, fig. 1-6). Le fait qu'on retrouve ces granulations dans la division semble indiquer que cette formation se transmet sans interruption à travers les générations successives ; mais nous ignorons quels peuvent être son origine, son rôle, sa signification.

(1) Prowazek : *Flagellatenst.* (Archiv. f. Protist., Bd. II, 1903, p. 200).
(2) Prowazek : *Flagellatenst.*, *loc. cit.*, p. 200.

La présence depuis longtemps constatée de nombreux grains d'amidon chez les *Chilomonas* soulève une controverse fort intéressante.

Ainsi, d'après Fisch, les grains d'amidon se forment chez le *Chilomonas Paramœcium* au moyen de leucites « Starkebildnern », comme chez les plantes supérieures : ce savant représente dans le protoplasma de petits corpuscules ovales ou arrondis à la surface desquels naissent les grains d'amidon.



T. XV. *Chilomonas Paramœcium.*

Il ne semble pas que ces corps formateurs d'amidon aient été retrouvés dans cette espèce ; nous avons essayé à notre tour, mais sans succès, de les mettre en évidence.

Il nous a été donné cependant de faire à ce sujet une constatation intéressante. En employant la triple coloration de Flemming, après fixation au liquide du même nom, nous avons observé que ces corpuscules d'amidon ne présentaient pas la même structure sur tous les individus ; alors que les grains sont compacts, incolores dans certaines cellules et entourés par un réseau de cytoplasme, chez d'autres individus ces corpuscules ont une structure différenciée ; au centre du grain, on aperçoit une partie discoïde qui se colore en bleu ou en rose violet (T. XV, 2-4) ; la zone incolore qui entoure le disque est de l'amidon. On remarque, en examinant un grand

(1) D'après Senn : *Loc. cit.*, p. 103.

nombre d'individus, que l'importance de cette partie interne chromatique est très variable ; elle se réduit parfois à un tout petit corpuscule de 0,5 μ, alors que le diamètre moyen est de 2 μ ; avec certains grains d'amidon très larges, le diamètre du disque colorable atteint 4 μ.

En employant comme réactif le chlorure de zinc iodé, les grains d'amidon bleuissent très fortement, de façon qu'ils paraissent presque noirs ; au centre, on aperçoit une partie plus claire, une sorte de chambre qui renferme la substance chromatophile (T. XV, fig. 5). Le chlorure de zinc iodé dissout à la longue les grains d'amidon, ne laissant qu'un réticulum de protoplasma coloré en rose (T. XV, fig. 6).

La position des grains d'amidon dans le corps des *Chilomonas* est très caractéristique ; ils forment une assise très régulière sous ce périplaste et en contact avec lui.

Cette structure, que nous venons de signaler pour les grains d'amidon du *Chilomonas*, n'est pas d'une interprétation facile.

L'idée qui se présente naturellement à l'esprit est de comparer chacun des disques colorables entourés d'amidon à un pyrénoïde ; l'amidon se formerait à sa surface comme pour le pyrénoïde des algues. Cette hypothèse est certainement très séduisante ; mais en l'adoptant, il ne faudrait pas oublier que les corpuscules chromatiques dont nous venons de signaler l'existence ne correspondent pas aux « Starkebildnern » de Fisch ; en effet, ces derniers produisent l'amidon sur un de leurs côtés ; ils restent extérieurs au grain d'amidon.

Comme nous sommes certain de l'exactitude de nos observations, nous supposons que Fisch a vu les mêmes corpuscules que nous, sans pouvoir, pour une cause ou pour une autre, déterminer exactement leur situation par rapport au grain d'amidon.

D'autre part, il nous semble qu'il n'y a pas lieu de comparer ces éléments à des pyrénoïdes ; s'il s'agissait de véri-

tables pyrénoïdes, ces organes se verraient facilement au sein du protoplasma, lorsque celui-ci est dépourvu d'amidon ; de plus, ils ne disparaîtraient pas totalement lorsque le grain d'amidon devient compact.

Jusqu'à preuve du contraire, nous admettons que les pyrénoïdes n'apparaissent qu'avec les chloroleucites ; lorsque l'amidon ou le paramylon existent chez les organismes inférieurs incolores, ils sont simplement déposés sous forme de grains dans des vacuoles, après avoir été sécrétés dans le protoplasma ; cet amidon est repris par la cellule selon les besoins de la nutrition.

Si on fait agir l'acide sulfurique sur un corpuscule de paramylon, c'est la partie centrale qui se trouve attaquée la première ; le grain se comporte de même sous l'action de la digestion.

Il doit en être ainsi des grains d'amidon du *Chilomonas* ; cette partie centrale, qui retient les réactifs colorants, correspond probablement à un état de digestion plus ou moins avancé des corpuscules amylacés.

Nous arrivons à l'étude du noyau.

Celui-ci est très mal connu dans le genre *Chilomonas*.

Ainsi, d'après G.-N. Calkins, le noyau du *Chilomonas cylindrica* est constitué par un centre de division et des granules de chromatine qui sont retenus au voisinage de ce centre d'attraction, sans qu'il y ait une membrane définie (1). Il est vrai que nous ignorons quelle est cette espèce signalée ainsi sans nom d'auteur ; à plus forte raison est-il impossible de dire en quoi elle se rapproche ou diffère du *Chilomonas Paramœcium*.

Nous ne parlerions même pas d'une observation de ce genre, si elle ne se trouvait reproduite dans nos meilleurs traités généraux ; encore plus inexacte évidemment est la

(1) G.-N. Calkins : *The Protozoan Nucleus* (Arch. f. Protistenk., Bd. II, p. 219).

structure attribuée par le même auteur au noyau du *Tetramitus Chilomonas*.

Dans cette espèce, qui est trop mal caractérisée pour prendre rang en systématique, la forme du corps et les dimensions paraissent être celles d'un *Chilomonas* ; or, dans cet organisme, toujours d'après G.-N. Calkins, les granules de chromatine seraient distribués à travers le protoplasma de la cellule pendant la période végétative, et ils s'assembleraient au moment de la division autour d'un centre, pour se séparer en deux groupes égaux.

Prowazek nous donne une description exacte du noyau à l'état de repos chez le *Chilomonas Paramœcium* ; « der Innenkorper ist gross, enthält manchmal innen Alveolen und scheint zuweilen aus zwei oder drei Kugelformigen Bildungen entstanden zu sein ; das Periphergerust ist sehr deutlich, wennauch zart entwickelt. Die Membran ist nur in der Art eines einfachen Konturs nachweisbar (1). » Ce savant ajoute que malgré les très nombreuses préparations qu'il a étudiées, il n'a jamais réussi à observer un stade de division nucléaire.

Il n'est pas indifférent de rappeler qu'au moment où Prowazek écrivait ces lignes, nous avions, dans une communication préliminaire faite au Congrès des sociétés savantes de Paris, indiqué les caractères essentiels de la mitose chez le *Chilomonas Paramœcium*.

Le noyau est sphérique en général ; son diamètre est de 3 à 4 μ en moyenne ; il est situé vers le milieu de l'axe ou souvent un peu plus bas ; il est contenu dans une sorte de cavité limitée par l'assise de grains d'amidon qui tapisse intérieurement la membrane ; cette cavité renferme un protoplasma plus ou moins granuleux.

Le noyau possède un gros nucléole central ; autour du nucléole se trouve une zone de nucléoplasme qui se montre

(1) Prowazek : *Flagellatenstudien*, *loc. cit.*, p. 205.

sous l'aspect homogène ou granuleux, et enfin une membrane nucléaire (Pl. XXVIII, fig. 6-14).

La présence de granules chromatiques dans le nucléoplasme s'accuse surtout au moment de la division ; de même on observe parfois dans la structure du nucléole certaines modifications qui sont sans doute de près ou de loin en rapport avec la division ; sur certains noyaux dont le volume a augmenté considérablement, le nucléole, fortement grossi lui-même, s'est creusé en son centre ; il a pris la forme d'un anneau chromatique d'épaisseur variable (Pl. XXVIII, fig. 14-15).

Nous allons maintenant aborder l'étude de la karyokinèse; mais auparavant, il est nécessaire de fixer le sens dans lequel la cellule va se séparer en deux.

Cette cellule du *Chilomonas* peut être comparée, pour fixer les idées, à un livre dont le dos représente la face dorsale, opposée à la face ventrale plus ou moins creusée en sillon ; les deux autres faces sont parallèles et plus larges.

Lors de la division, c'est l'épaisseur du livre qui augmente et l'échancrure qui séparera les deux moitiés sera parallèle aux deux larges faces latérales ; autrement dit, le livre se séparera en deux moitiés symétriques.

Ce n'est pas sans de très grandes difficultés que nous sommes arrivé à cette conception du sens de la division, car le corps du *Chilomonas* modifie plus ou moins sa forme au moment de la bipartition et augmente beaucoup en épaisseur.

Il faut ajouter que l'aspect des individus et leurs dimensions varient beaucoup avec les cultures ; quelquefois, ils sont presque cylindriques, alors que par ailleurs ils sont très aplatis.

Ce qui nous confirme dans notre opinion, au sujet du sens de la division, c'est la façon dont se comporte la vacuole contractile, les granules pharyngiens et les flagellums.

La vacuole occupe, on le sait, le bord droit proéminent de la cellule ; elle ne peut, semble-t-il, se diviser pour fournir

une vacuole à chacune des deux nouvelles cellules que si l'échancrure se produit parallèlement aux faces larges.

Examinons maintenant le prétendu pharynx des auteurs ; s'il était constitué, comme on le décrit, par une sorte de cavité cylindrique tapissée par des granules, ce cylindre devrait au moment de la division se fendre simplement en son milieu.

Or nous avons vu très nettement sur le vivant, au moment de la division, les lignes de granules s'étaler suivant la surface et sur une grande largeur, avant de se séparer en deux groupes qui reconstituent bientôt la disposition primitive (Pl. XXXI, fig. 1-6).

Ceci s'explique, au contraire, très bien si on admet avec nous que ces lignes de granules tapissent un repli de la face ventrale ; lorsque celle-ci augmente d'épaisseur, ces lignes s'étalent de même que les feuillets d'un livre lorsqu'on ouvre celui-ci.

Enfin, en ce qui concerne les nouveaux flagellums, et sans rien préjuger de leur mode de formation, il semble bien qu'ils apparaissent de très bonne heure au voisinage immédiat des premiers ; ce sont peut-être même ces individus à 4 flagellums qui ont conduit Calkins à parler d'un *Tetramitus Chilomonas* : chaque groupe de deux flagellums doit se porter à droite et à gauche, se déplaçant dans le sens des vacuoles contractiles.

Nous allons aborder maintenant la description de la karyokinèse. Dans le cas où nous nous serions trompé dans la comparaison que nous avons faite entre la forme d'une cellule de *Chilomonas* et celle d'un livre, rien ne serait changé dans la nature même des phénomènes de mitose qui sont fort intéressants.

A la prophase, le volume du noyau augmente dans des proportions considérables ; il atteint jusqu'à 15 μ et davantage en longueur sur 10 μ en largeur ; dans ces conditions, il arrive à remplir presque complètement la cavité laissée

libre par les grains d'amidon ; les granules chromatiques sont devenus très apparents et ils sont nombreux ; le nucléole a un volume variable ; il est d'ailleurs appelé à disparaître au cours de la division (Pl. XXIX, fig. 1-5).

Ces gros noyaux ont une tendance à se déformer plus ou moins. On remarque également qu'aux stades suivants, ils émettent une sorte de prolongement qui s'étend jusqu'au niveau de l'insertion des flagellums ; dans certains cas, on peut suivre très nettement la substance nucléaire jusqu'au contact même du blépharoplaste. Il est assez naturel de supposer que cette disposition tout à fait spéciale est en rapport avec la formation des nouveaux flagellums (Pl. XXIX, fig. 6-8).

Notons que c'est le seul moment dans la vie de l'individu où nous ayons pu voir une relation directe entre le système locomoteur et le système nucléaire.

Les noyaux, sous cette forme, sont déjà aplatis et leur aspect est différent selon qu'on les voit de face ou de profil ; nous avons ainsi reproduit (Pl. XXIX, fig. 6-7) quatre aspects du même noyau, qui correspondent chacun à une position différente de l'individu.

Les nucléoles, à ce premier stade, ont une importance très variable ; ils ont la forme de disques de largeur très variable ; le nucléoplasme qui les entoure s'est montré tantôt avec une structure sensiblement homogène, tantôt avec la structure granuleuse (Pl. XXIX, fig. 8-11).

Après disparition des nucléoles, le noyau prend une forme que nous considérons comme très caractéristique : il ressemble un peu à une botte, lorsqu'on le regarde de face (Pl. XXIX, fig. 13).

A ce stade, les granules chromatiques, qui sont très distincts, se disposent en une plaque ; cette plaque est plus large en bas où elle forme le pied de la botte ; elle est étroite vers le haut ; cette plaque est formée par une seule épaisseur de granules (Pl. XXX, fig. 1).

Nous assistons, en réalité, à la différenciation de la plaque équatoriale dans laquelle cette forme de botte va disparaître progressivement (Pl. XXX, fig. 2-5), jusqu'à présenter, vue de face, un contour parfois presque quadrangulaire (Pl. XXX, fig. 6).

De chaque côté de la plaque de granules, se trouve du protoplasma homogène très légèrement chromatique, tout à fait semblable à celui qui constitue les fuseaux ordinaires (Pl. XXX, fig. 8-10).

Nous avons maintenant une vraie plaque équatoriale, dans laquelle les granules chromatiques tiennent la place des chromosomes, alors que les stries achromatiques restent parallèles au lieu de converger vers un centre.

Il est bon de dire qu'en général, à ce stade, les granules de la plaque deviennent indistincts comme s'ils s'étaient fusionnés latéralement (Pl. XXX, fig. 6-9) ; mais comme, d'autre part, nous avons réussi parfois à différencier, à ce même moment de la division, des granules séparés (Pl. XXX, fig. 10), nous sommes amené à supposer qu'ils conservent leur individualité.

Lorsque la plaque se dédouble en deux moitiés, ce sont, en réalité, les granules chromatiques qui ont subi chacun une bipartition (Pl. XXX, fig. 11).

Nous avons observé un très grand nombre de dédoublements de la plaque chromatique ; les divers états de l'éloignement des plaques correspondent au stade « tonnelet » des mitoses ordinaires (Pl. XXX, fig. 11-12).

A ce stade tonnelet, la substance qui sépare les deux plaques est homogène ou légèrement fibrillaire dans le sens du diamètre ; ce diamètre reste toujours très étroit, car le fuseau ne peut subir d'extension à cause de la faible largeur de la cellule.

Tant que le fuseau n'a pas atteint ses dimensions définitives, les granules chromatiques restent disposés en une seule assise pour former chaque plaque.

Nous arrivons maintenant au stade de reconstitution des nouveaux noyaux ; les granules de chaque plaque (Pl. XXXI, fig. 11-13) se rassemblent en deux cordons qui restent parallèles (Pl. XXXI, fig. 14-17) ; entre ces deux cordons, on aperçoit pendant quelque temps un axe de cytoplasme homogène qui s'étend vers le haut de la cellule et qui provient du fuseau (Pl. XXXI, fig. 15) ; comme celui-ci, il prend, avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, une légère teinte rose.

Les deux cordons chromatiques parallèles présentent naturellement, de par leur origine, deux ou trois épaisseurs de granules ; il est possible que ces granules fassent partie à ce moment d'un véritable spirème ; nous avons eu, en effet, quelquefois l'impression d'une série de petits nodules orientés suivant un fil plus ou moins enroulé et pelotonné.

Le protoplasma qui se trouve entre les deux cordons chromatiques, reprend ses caractères ordinaires ; il est plus ou moins alvéolaire.

C'est à ce moment que l'échancrure qui va séparer la cellule en deux moitiés symétriques commence à se montrer en haut et en bas ; les deux cordons chromatiques vont également modifier leur forme ; ils prennent cet aspect en botte que nous avons signalé au début de la prophase, et qui était si caractéristique (Pl. XXXI, fig. 18-20).

Ce stade est souvent admirable de netteté ; les granules se distinguent avec la plus grande facilité, sans qu'on puisse dire toutefois s'ils sont disposés en spirème ; il n'existe encore aucune trace de nucléole.

Les deux moitiés s'écartent ; dans l'échancrure antérieure, on voit, de chaque côté, les deux groupes de flagellums qui se sont séparés avec l'élargissement du corps ; la membrane qui recouvre extérieurement chaque moitié conserve son épaisseur normale ; à son contact, se trouve l'assise ordinaire de grains d'amidon ; au niveau de l'échancrure, le protoplasma est nu ; entre chaque élément nucléaire, le

protoplasma est incolore et homogène (Pl. XXXI, fig. 20).

Nous avons pu suivre sur le vivant, à partir de ce stade, la séparation progressive des deux moitiés (Pl. XXXI, fig. 1-6) ; celles-ci ont chacune une vacuole contractile logée dans le bord antérieur ; entre ces deux vacuoles et superficiellement, se voient les lignes de granules du pseudo-pharynx ; elles sont encore peu étalées. Les deux moitiés sont très métaboliques à ce moment ; elles se contractent et présentent des déformations amiboïdes se renflant plus ou moins ou s'aplatissant. L'échancrure progresse de plus en plus ; les lignes parallèles de granules s'étalent sur une large surface pour se réunir un peu plus tard de chaque côté en deux groupes au-dessous de chaque vacuole ; ces groupes se trouvent encore réunis pendant quelque temps par une rangée de granules qui rejoignent finalement les autres.

Le pont qui réunit les deux cellules s'amincit de plus en plus et il finit par se rompre.

L'observation avait duré une demi-heure ; mais nous avons des raisons de croire que la bipartition dans les conditions normales, c'est-à-dire au milieu du liquide de culture, se fait plus rapidement.

Dans les nouvelles cellules provenant de la division, le noyau conserve encore quelque temps la forme d'une botte ; il repasse, pour revenir à l'état de repos, par les stades inverses de ceux que nous avons décrits à la prophase ; le nucléole apparaît au centre, au milieu des granules chromatiques (Pl. XXXI, fig. 21) ; ceux-ci se groupent autour de ce nucléole et le noyau reprend sa forme sphérique.

Il arrive que des noyaux possèdent deux nucléoles ; cette structure ne paraît pas avoir de signification spéciale.

En résumé, cette division du noyau des *Chilomonas* présente des caractères remarquables qui permettent de la considérer comme une mitose d'un genre spécial.

La répartition exacte de la chromatine entre les deux

noyaux-frères est assurée d'une façon précise et presque mathématique.

Il semble extrêmement probable que les granules chromatiques peuvent être considérés ici comme des unités conservant leur individualité au moins dans tous les stades de la mitose, et peut-être même dans l'intervalle des divisions.

Ces granules se disposent en une plaque équatoriale, c'est-à-dire se mettent sur un plan ; de la sorte, après une bipartition de chacun d'eux, les nouveaux noyaux recevront la même quantité de chromatine sur autant de granules ; si ceux-ci représentaient des unités à propriétés différentes, chaque noyau aurait ces mêmes individualités différentes.

La question se pose de savoir si l'on doit assimiler ces granules à des chromomères ou à de véritables chromosomes : il n'est pas facile de se prononcer. Nous pensons cependant que pour la commodité du langage, il est préférable d'employer l'expression de chromosomes.

Dans ce cas, la description de la mitose des *Cryptomonas* ne différera pas sensiblement de celle d'une téléomitose ordinaire ; on y remarquera seulement le très grand nombre des chromosomes et leur petitesse ; on notera aussi la forme irrégulière de la plaque chromatique, alors que les chromosomes, au stade de la plaque équatoriale, sont ordinairement, chez les *Monas*, les Chlamydomonadinées, etc., disposés en cercle ou en plaque à contour sphérique. La forme du fuseau s'expliquera par la très faible épaisseur de la cellule.

Quant aux divers aspects de la reconstitution des nouveaux noyaux, à partir de la métaphase jusqu'à l'anaphase, ils sont exactement les mêmes, mais en sens inverse, de ceux qu'on observe à la prophase ; c'est encore là un caractère des mitoses ordinaires.

L'absence de centrosome n'a rien qui puisse nous surprendre ; mais nous devons remarquer que, comme chez les *Monas*, la formation des nouveaux flagellums accuse une

relation étroite entre le système locomoteur et le système nucléaire ; cette relation n'est visible chez les *Chilomonas* qu'à la prophase, à cause de l'éloignement du noyau lorsqu'il est au stade de repos.

La disparition graduelle du nucléole est un fait assez général dans les mitoses ; il est plus difficile de préciser le rôle de la substance nucléolaire dissoute. Tout ce qu'on peut affirmer, c'est que, chez les *Chilomonas*, elle n'intervient pas dans la formation des chromosomes ; elle servirait plutôt à la constitution du fuseau.

Genre *Cryptomonas*.

Le genre *Cryptomonas* est très voisin du *Chilomonas* ; il en diffère surtout par la présence de deux chromatophores pariétaux.

Les deux espèces les mieux étudiées jusqu'ici sont le *C. ovata* et le *C. erosa* ; mais il n'est pas impossible qu'on soit obligé de revenir à l'ancienne conception d'Ehrenberg, qui distinguait dans ce genre un assez grand nombre d'espèces.

En tout cas, on ne saurait plus, à l'exemple de Perty et de Butschli, réunir toutes les espèces du genre, y compris même le *Chilomonas Paramœcium*, soit sous ce dernier nom, soit sous celui de *Cryptomonas polymorpha*.

Nous avons contribué autrefois à faire mieux connaître l'organisation et le développement du *Cryptomonas ovata* et du *C. erosa* (1) ; si nous revenons ici brièvement sur ce sujet, c'est pour signaler les points qui sont encore sujets à controverses ; nous avions le désir également de voir si la division nucléaire ressemblait à celle du *Chilomonas Paramœcium*, comme la chose semblait probable.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Cryptomonadinæ et les Euglenia* (le Botaniste, 1re série, 1888). — *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (le Botaniste, 2e série, p. 46-55).

1° *Cryptomonas ovata* Ehr.

Cette espèce est facile à reconnaître, surtout si l'on consulte les belles figures de Stein (1); elle est la plus grosse du genre; les dimensions varient de 30 à 40 μ en longueur, sur une largeur de 15 à 20 μ; on rencontre même parfois des cellules plus grandes; la couleur olive des deux chromatophores est caractéristique.

Nous attribuons au pseudo-pharynx la même signification qu'à celui des *Chilomonas*; pour nous, il correspond à un sillon tapissé par des granules de nature azotée; on pourrait peut-être comparer ces granules à ceux que l'on trouve régulièrement disposés en spirale dans l'*Euglena spirogyra*. Nous avons rencontré chez quelques individus des granules colorés par l'hématoxyline et dispersés.

On est assez perplexe au sujet de la nature des deux ou trois gros corpuscules incolores qui se trouvent à l'intérieur du protoplasma; Kunstler les a pris pour des globules du protoplasma; de notre côté, nous avons cru voir autrefois qu'ils noircissent sous l'action de l'acide osmique; dans les descriptions récentes, on les considère avec doute comme des corpuscules de paramylon qui accompagneraient les grains d'amidon ordinaire.

Nous nous demandons actuellement s'il n'existerait point plusieurs formations différentes ou tout au moins plusieurs états différents de ces corpuscules. Ce qui est certain, c'est que dans la forme étudiée récemment par nous au point de vue histologique, ces corpuscules n'étaient point placés régulièrement à droite et à gauche du sillon.

Fréquemment, on en trouvait deux très gros, situés l'un au-dessus de l'autre (T. XVI, fig. 5-6); leur diamètre atteignait 10 μ; leur surface pouvait être plus ou moins craquelée ou corrodée, comme des grains d'amidon ayant subi un com-

(1) Stein : *Loc. cit.*, pl. XIX.

mencement de digestion ; mais l'iode les laissait incolores ; lorsqu'il existait, en outre, dans le protoplasma, un ou deux autres grains de même nature, mais moins gros, tout l'intérieur du corps, entre les deux chromatophores, était occupé par ces formations ; on verra tout à l'heure que le noyau lui-même se trouvait comprimé et déformé par ces corpuscules. L'apparence est bien celle de grains de paramylon ; mais nous n'avons pas fait d'autres recherches au sujet de leur nature.

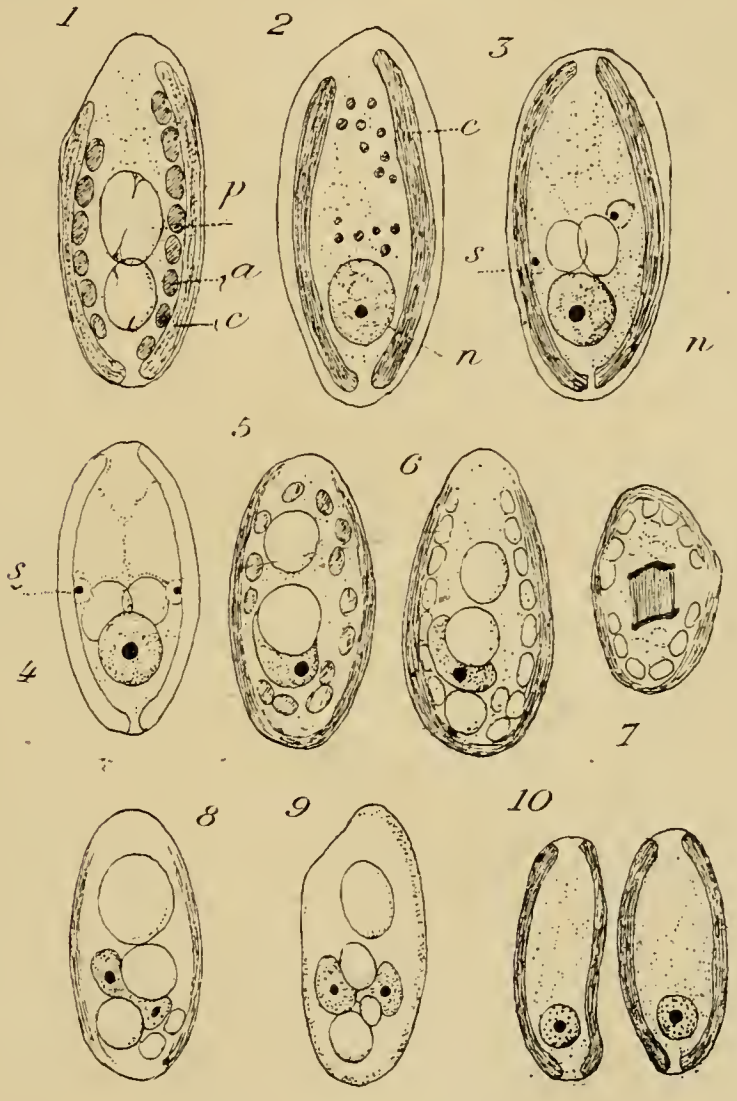
Nous voudrions maintenant attirer l'attention sur deux autres éléments qui sont placés au milieu du corps, à droite et à gauche de l'axe, et au contact des chromatophores. Ils sont formés chacun par un petit corpuscule chromatique entouré d'une zone incolore (T. XVI, fig. 3-4). Cela ressemble un peu à des centrosomes comme aspect ; mais nous ignorons absolument leur signification et nous nous contentons de signaler leur existence.

Le noyau est situé à la partie postérieure du corps, entre les deux chromatophores (T. XVI, fig. 2-4) ; dans les conditions ordinaires, il est sphérique et son diamètre atteint 10 μ; sur des individus plus petits ou en division dans les colonies palmelloïdes, le diamètre peut descendre à 6 μ. La structure est celle que nous avons observée chez les *Chilomonas* ; le nucléoplasme qui entoure le nucléole est homogène ou granuleux.

Lorsque le noyau se trouve comprimé par les gros corpuscules qui ressemblent à du paramylon, il éprouve des déformations ; le nucléoplasme se moule à la surface des grains, le noyau s'étire dans l'espace laissé libre par ces formations, et il peut se diviser. Cette division est directe ; le nucléoplasme est homogène, et dans chaque nouveau noyau il existe un tout petit nucléole ; ces noyaux ont eux-mêmes une forme très irrégulière, due au peu de place laissé libre dans le protoplasma du corps (T. XVI, fig. 6-9).

Le noyau du *Cryptomonas ovata* se divise aussi par

karyokinèse ; nous avons conservé de nos anciennes observations une figure tout à fait démonstrative (T. XVI, fig. 7) ; elle a été faite avant nos recherches sur le *Chilomonas Para-*



T. XVI. *Cryptomonas ovata.*

mæcium ; elle ne laisse aucun doute sur la ressemblance qui existe entre les mitoses chez ces deux espèces ; il s'agit d'une phase tonnelet, avec deux plaques chromatiques réunies par un cytoplasme achromatique et fibrillaire : le *Cryptomonas* est vu au moment de la division et en coupe optique ; les plaques sont vues dans leur largeur alors qu'elles

sont représentées chez le *Chilomonas* dans le sens de la longueur ; là, se trouve toute la différence.

Il est intéressant de voir que les deux modes de division du noyau peuvent coexister chez une même espèce d'organisme inférieur ; il serait encore plus intéressant de connaître exactement quelles sont les causes qui influent sur le mode de division et quels en sont les résultats.

Les cultures du *Cryptomonas ovata* nous ont fourni à nouveau des colonies palmelloïdes et des kystes ; le diamètre de ceux-ci dépasse souvent 20 μ ; nous nous sommes assuré qu'ils ne contenaient qu'un noyau.

2° *Cryptomonas* sp.

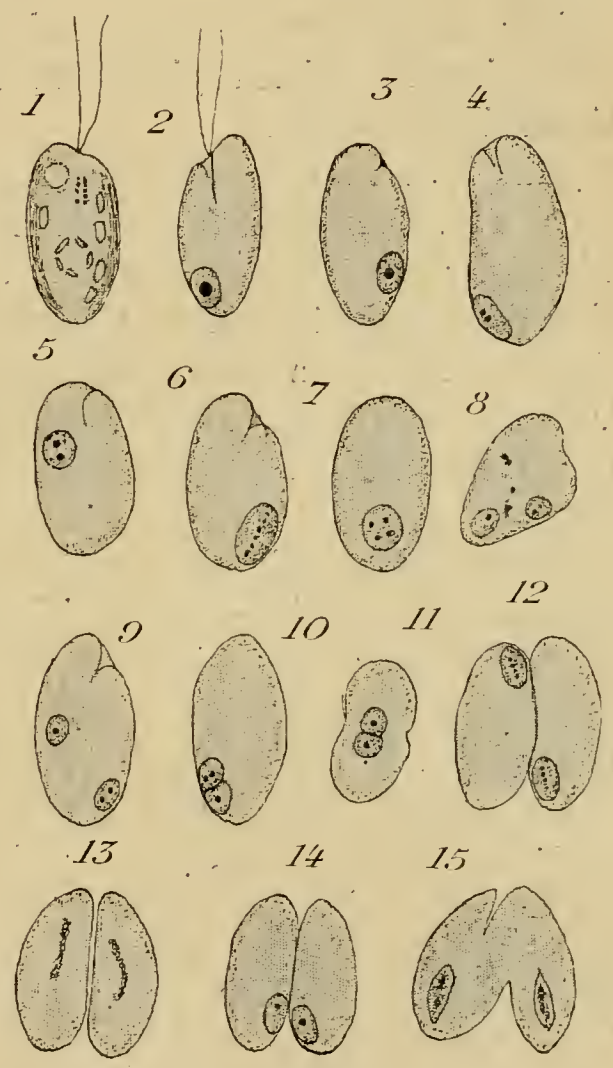
Cette espèce est colorée par un pigment bleu ; mais elle ne saurait être confondue avec une autre forme beaucoup plus petite que nous avons signalée autrefois sous le nom de *C. cyana* (1) ; celle-ci a une taille excessivement réduite qui oscille entre 6 et 10 μ en longueur ; celle que nous étudions ici a comme dimensions ordinaires : longueur, 20 μ ; largeur, 10 μ.

Sa forme est celle du *C. erosa* ; le sillon ventral est très étroit et il faut une certaine attention pour remarquer les lignes de granules du pseudo-pharynx ; outre les grains d'amidon qui tapissent la face interne des chromatophores, il en existe d'autres disposés autour d'un corpuscule médian semblable à un pyrénoïde.

Nous avons disposé d'une culture dans laquelle les individus étaient abondants et formaient de nombreuses colonies palmelloïdes ; nous espérions pouvoir obtenir sans trop de difficultés les divers stades de la division nucléaire ; mais notre attente a été déçue ; malgré le temps passé à ces observations, il reste un grand nombre de lacunes.

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs, loc. cit.*, p. 55.

Le noyau a la structure ordinaire, telle qu'on la rencontre chez les autres *Cryptomonas* ; mais à constater ses divers aspects, on est amené à supposer qu'il est beaucoup plus malléable que chez les *Chilomonas* par exemple ; il est situé à l'extrémité postérieure du corps et fréquemment au contact même de la membrane (T. XVII, fig. 1-4).



T. XVII. *Cryptomonas* sp.

Alors que chez les autres espèces les noyaux à deux nucléoles constituaient l'exception, il n'est pas rare ici de voir la substance nucléolaire répartie en deux, trois ou quatre petits globules chromatiques ; ces noyaux sont aussi fréquemment allongés en biscuit, sans qu'on puisse savoir si cette forme est toujours en rapport avec une division directe prochaine; les noyaux de cette forme ont souvent leurs granules nucléolaires disposés suivant le grand axe du biscuit (T. XVII, fig. 5-7).

On rencontre aussi des cellules dans lesquelles deux noyaux sont encore en contact direct, et il semble bien que la division directe vient de se produire (T. XVII, fig. 10-11) ; d'autres cellules possèdent deux noyaux

qui sont plus ou moins éloignés (T. XVII, fig. 9).

Parmi les cellules qui viennent de se diviser et qui sont encore au contact, les noyaux sont tantôt rapprochés côte à côte, tantôt assez distants l'un de l'autre (T. XVII, fig. 12, 14, 15).

Tous ces différents aspects semblent devoir se rapporter à une simple division directe du noyau accompagnant la bipartition du corps.

Dans les milliers d'individus que nous avons examinés, nous n'avons rencontré que deux cas qui rappellent la mitose des *Chilomonas* ; les deux cellules provenant de la bipartition étaient encore au contact ; on observait dans chacune d'elles un ruban chromatique dépourvu de toute trace de nucléole et ressemblant complètement à ceux que nous avons décrits à l'anaphase chez les *Chilomonas* (T. XVII, fig. 13).

En résumé, dans les deux espèces que nous venons d'étudier, le noyau se divise suivant le mode direct et suivant le mode indirect ; malgré le peu de renseignements que nous possédons sur ce dernier, il est extrêmement probable qu'il ressemble à la mitose des *Chilomonas*.

On peut se demander si la grande variabilité qu'on observe chez les *Cryptomonas* ne serait pas due à la fréquence du mode de division direct du noyau dans ce genre ; cette division ne comporte, en effet, qu'une répartition assez imparfaite de la chromatine ; si celle-ci tient, comme beaucoup l'admettent, sous sa dépendance tout ou partie des propriétés héréditaires, une répartition imparfaite ou inégale doit pouvoir entraîner des différences dans la forme, la grosseur, le pigment, etc.

Nous donnons cette idée pour ce qu'elle vaut, estimant qu'elle pourra être envisagée à propos d'autres organismes et d'autres recherches.

III

EUGLÉNIENS.

Nous avons consacré, il y a quelques années, un mémoire à l'étude des Eugléniens (1) ; nous avons montré par l'examen d'un grand nombre de genres et d'espèces que ces organismes présentent des affinités végétales incontestables ; nous avons pu également mettre en évidence chez tous ces êtres un mode de division nucléaire particulier, bien caractéristique, auquel nous avons donné le nom d'*haplomitose*. Nous avons insisté sur le fait que l'haplomitose nous permettrait de reconnaître, parmi les Flagellés, ceux qui ont donné naissance au rameau des Eugléniens ; à l'appui de cette idée, nous avions déjà pu donner des renseignements assez précis sur la division nucléaire de l'*Entosiphon sulcatum* ; nous apportons aujourd'hui de nouvelles observations sur plusieurs organismes voisins appartenant aux *Peranemaceæ*.

Les espèces qui font partie de ce groupe ont une *nutrition animale* ; elles produisent dans leur cytoplasme du paramylon ou des matières grasses.

Klebs, qui a beaucoup étudié ces organismes, les divise en plusieurs groupes (2) ;

A. *Peranemeæ*. Corps métabolique ; membrane plasmatique striée en spirale ; un flagellum.

B. *Heteronemeæ*. Corps métabolique ; membrane plasmatique striée en spirale ; deux flagellums d'inégale longueur.

C. *Petalomonadina*. Corps rigide ; membrane plasmatique non striée en spirale ; un flagellum.

D. *Anisonemina*. Corps le plus souvent rigide ; deux flagellums d'inégale longueur.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8e série).
(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 366.

A. *Peranemea.*

Nous avons pu suivre le mode de division dans deux espèces appartenant à ce groupe : *Euglenopsis vorax* et *Peranema trichophorum.*

1° *Euglenopsis vorax* Klebs.

(Pl. XXXII.)

Klebs (1) a rencontré ce flagellé dans une infusion de débris de plantes riches en amidon ; ses dimensions sont en longueur 21 à 30 μ, en largeur 8 à 10 μ. Il est très intéressant, parce qu'il tient le milieu entre les *Astasia* et les *Peranema*. Il diffère des *Astasia* par l'existence d'une échancrure antérieure au fond de laquelle s'insère un flagellum (Pl. XXXII, fig. 1-2) ; au fond de l'échancrure se trouve une bouche par laquelle les aliments pénètrent à l'intérieur du corps. Klebs a pu suivre l'ingestion des grains d'amidon, qui sont d'abord arrêtés par le rebord du sillon buccal et pénètrent ensuite par la bouche dans le protoplasma ; les individus examinés par ce savant étaient, pour la plupart, remplis de ces granules amylacés ; ceux-ci étaient expulsés à la partie postérieure du corps, sans présenter le plus souvent aucune trace de digestion ; quelquefois, on remarquait aussi des particules nutritives paraissant provenir d'autres Flagellés.

Nous avons, de notre côté, observé le mode de nutrition de l'*Euglenopsis* ; les conditions étaient légèrement différentes. Le Flagellé s'était montré dans de l'eau renfermant du crottin ; nous l'avons cultivé ensuite dans du jus de pruneaux. La nourriture était alors constituée en majeure partie par des Bacilles et des Streptocoques ; nous avons re-

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 367.

marqué, en particulier, deux individus qui s'étaient attaqués à une assez longue chaînette de Streptocoques (Pl. XXXII, fig. 3-5) ; une extrémité du filament se trouvait encore à l'extérieur, alors que l'autre partie touchait le fond de la cellule; on voyait, autour des derniers articles, se former des vacuoles digestives; les Bacilles, de petite dimension, se réunissent dans des vacuoles digestives ordinaires où ils sont digérés (Pl. XXXII, fig. 6) ; les résidus sont expulsés à la partie postérieure du corps.

On voit, par ce qui précède, que cet organisme possède un mode de nutrition animale et qu'il se distingue nettement ainsi des *Astasia* qui ne possèdent que la nutrition saprophytique.

Il ne peut pas davantage être réuni aux *Peranema* à cause de l'absence du pseudo-œsophage qui existe dans ce dernier genre ; nous verrons également qu'au point de vue de l'appareil nucléaire, les différences sont assez sensibles.

La vacuole contractile se trouve à quelque distance au-dessous de l'insertion du flagellum (Pl. XXXII, fig. 1); nous n'avons pas vu de blépharoplaste.

La membrane du corps est plus ou moins striée en spirale comme chez les *Astasia* ; les mouvements spasmodiques sont de faible étendue et se manifestent lors des changements du milieu ; le corps pendant le mouvement peut se renfler en son milieu, pour s'allonger ensuite. La locomotion rappelle celle des Eugléniens ; le corps tourne sur lui-même en progressant, et il s'agite à droite et à gauche lors des arrêts. Klebs n'a pas vu le noyau de l'*Euglenopsis vorax* ; « der kern wurde nicht beobachtet » (1) ; il n'indique pas davantage le mode de reproduction.

Le noyau, à l'état de repos, occupe une position centrale ; son diamètre varie entre 3 à 4 μ (Pl. XXXII, fig. 12) ; le nucléole est très développé, tandis que le nucléoplasme est

(1) Klebs: *Loc. cit.*, p. 367.

relativement peu abondant ; ce dernier se présente sous l'aspect homogène, mais il est fort possible qu'il n'y ait là qu'une apparence.

Le cytoplasme, au milieu duquel se trouve le noyau, est incolore, réfringent ; on y voit parfois quelques vacuoles, surtout dans la partie postérieure du corps. Nous n'avons pas vu de paramylon ; les granules qui se voient sur certains individus, en plus ou moins grand nombre, se colorent en acajou par la teinture d'iode ; ce sont peut-être des granulations de glycogène.

Nous avons suivi la reproduction sur le vivant, et aussi sur des exemplaires fixés et colorés ; ces deux sortes d'observations se complètent utilement.

La division s'achève en 5 à 6 minutes environ ; elle se produit pendant le mouvement et les flagellums sont visibles dès le début ; la vacuole contractile se sépare en deux et l'échancrure commence à s'étendre vers le bas. Le protoplasma est incolore et homogène à la partie supérieure ; il est granuleux et renferme quelques résidus dans sa partie postérieure. Les deux individus restent d'abord parallèles ; mais lorsque l'échancrure arrive vers le bas, ils se placent dans le prolongement l'un de l'autre, et une traction énergique amène leur séparation (Pl. XXXII, fig. 7-11).

La manière dont se comporte le noyau pendant cette bipartition est du plus haut intérêt au point de vue de la division cellulaire en général, dans ses rapports avec l'élément nucléaire.

Le schéma de la division rappelle celui de l'haplomitose chez les Eugléniens ; le nucléole s'allonge, entraînant avec lui le nucléoplasme ; le noyau prend ainsi successivement un contour elliptique ; on le voit ensuite s'allonger en bâtonnet, prendre finalement la forme d'un haltère ; c'est à ce stade que la séparation se produit ; le nucléole qui s'est renflé à ses deux extrémités se rompt en son milieu ; les deux moitiés qui ont entraîné avec elles une part corres-

pondante du nucléoplasme ont d'abord l'aspect claviforme ; elles s'arrondissent en un nouveau nucléole qui s'entoure d'une zone étroite de nucléoplasme ; les deux noyaux ont repris l'état de repos (Pl. XXXII, fig. 13-24).

Ce cas de division nucléaire est tout à fait remarquable, quelle que soit la façon dont on l'envisage ; le nucléole se comporte tout à fait comme chez les autres Eugléniens, et nous sommes sur la ligne phylogénétique qui unit ces derniers aux Flagellés les plus inférieurs. La discussion ne peut guère exister qu'au sujet du nucléoplasme ; celui-ci, malgré l'apparence homogène qu'il présente, ne renfermerait-il pas cependant, comme les Eugléniens proprement dits, un véritable spirème ? Dans ce cas, nous aurions affaire à une haplomitose tout à fait normale.

En attendant qu'on puisse résoudre ce problème, si toutefois il comporte une solution avec nos moyens d'observation actuels, nous préférons nous en tenir aux faits tels qu'ils se présentent. Le noyau de l'*Euglenopsis* ne montre ni spirème ni chromospires ; sa division est une amitose par étirement ; c'est évidemment dans cette sorte d'amitose que prend son origine l'haplomitose des Eugléniens. On peut en conclure que l'*Euglenopsis* est un des ancêtres flagellés des Eugléniens, ce qui est confirmé par la forme du corps et son organisation générale ; on peut dire aussi que ce fait vient à l'appui des idées que nous avons fréquemment exprimées au sujet de la nutrition ; pour nous, la nutrition animale a précédé la nutrition végétale, et même la nutrition saprophytique ordinaire. Lorsque nous passons des *Euglena*, des *Trachelomonas*, colorés en vert, aux *Astasia* saprophytes et ensuite à l'*Euglenopsis vorax* à nutrition animale, nous descendons évidemment vers l'origine ancestrale du groupe où le noyau se divise par amitose. Quant à dire si cette amitose est réelle, ne comportant ni chromosomes, ni spirème, ni chromospires, ou seulement une apparence due à l'insuffisance de la tech-

nique actuelle, la chose est présentement impossible ; les conclusions générales n'en seraient pas d'ailleurs modifiées.

Il est incontestable que les Flagellés prennent naissance aux dépens des Rhizopodes ; nous avons déjà vu que la lignée des *Monas*, si nombreuse et si importante par son évolution ultérieure, possède un mode de karyokinèse semblable à celui de l'*Amœba Gleichenii* ; nous avons montré que la division nucléaire des *Bodo* se rattache au type de l'*Amœba limax* ; il est assez probable que parmi les Amibes, il s'en trouvera qui auront exactement le mode de division observé chez l'*Euglenopsis*.

Si maintenant nous envisageons le sens de la division, nous trouvons également dans cet *Euglenopsis vorax* un fait des plus intéressants.

La division du corps est longitudinale comme chez les autres Flagellés, et aussi comme chez la plupart des Euglériens ; l'axe nucléolaire s'allonge donc dans le sens transversal (Pl. XXXII, fig. 13-16) ; mais bientôt, sans doute à cause du peu de largeur de la cellule, cet axe bascule, et le fuseau nucléaire — si on peut employer cette expression dans l'amitose — devient longitudinal (Pl. XXXII, fig. 14, 15, 25).

Nous avons signalé un cas de ce genre dans le *Trachelomonas lagenella* dû à la même cause (1) ; cette position secondaire du fuseau a entraîné, dans cette dernière espèce, comme conséquence directe, une bipartition transversale du corps.

Dans l'*Euglenopsis vorax*, les choses n'ont pas été aussi loin ; lorsque l'échancrure se produit à partir de l'avant, le corps s'élargit et le fuseau se recourbe, portant ainsi une de ses extrémités dans la moitié de cellule qui en est dépourvue (Pl. XXXII, fig. 17-23); lorsque le plan de sé-

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens, loc. cit.*, p. 132 du tirage à part.

paration atteint le tiers inférieur, chaque moitié a son noyau en reconstitution à la place qu'il occupera plus tard ; ce noyau revient très vite à l'état de repos au moment où la séparation des cellules-filles se produit (Pl. XXXII, fig. 24).

Il faut avoir suivi ainsi tous les stades de la division pour comprendre qu'avec un axe nucléolaire longitudinal, la bipartition peut cependant continuer à rester elle-même longitudinale.

Nous avons déjà fait autrefois allusion à l'importance de ces constatations dans notre théorie du cloisonnement (1).

Les kystes n'étaient pas connus dans cette espèce ; dans notre première culture faite avec du crottin de cheval, les formations étaient en petit nombre. Il en a été autrement dans la culture avec jus de pruneaux, où ils se sont montrés très abondants.

Ces kystes ont au début une forme en biscuit, assez voisine, pour les dimensions, de celles du corps ; plus tard, nous les avons retrouvés par milliers à la surface du liquide ; le protoplasma était condensé en sphère ou en lentille et entouré d'une épaisse membrane (Pl. XXXII, fig. 26-27) ; autour de cette membrane, on voyait une épaisse couche gélatineuse qui paraissait entourer toute la sphère ; en réalité, cette substance d'aspect gélatineux formait seulement une sorte de plateau.

Le protoplasma de ces kystes renfermait de nombreux globules réfringents ; nous ignorons s'il s'agit d'huile ou de glycogène, car nos notes portent que la paroi du kyste se montre imperméable aux réactifs.

En résumé, nous avons dans cet *Euglenopsis vorax* un flagellé des plus intéressants ; ses affinités par le haut avec les Eugléniens ne sont pas contestables, mais il faudra maintenant rechercher sa parenté avec des Flagellés moins élevés

(1) P.-A. Dangeard : *Observations sur la théorie du cloisonnement* (Comptes rendus, Acad. des sc., t. CXXXVI).

en organisation, plus rapprochés par conséquent des Amibes et des êtres qui leur ressemblent.

Peranema trichophorum Ehrg.

Nous n'avons pas l'intention de revenir sur la description de cette espèce si commune et si fréquemment décrite (1).

Nous nous sommes attaché uniquement à l'étude du noyau et de son mode de division.

Ce noyau occupe une position assez variable ; il est en général, situé vers la partie postérieure du corps (Pl. XXXII, fig. 1) ; plus rarement, il est médian (Pl. XXXIII, fig. 2).

Les dimensions du noyau sont en rapport avec la grosseur des individus dont quelques-uns atteignent une longueur de 70 μ sur une largeur de 20 μ ; le diamètre moyen de ce noyau varie entre 10 et 12 μ ; son contour est sphérique ou elliptique.

Nous retrouvons là tous les caractères du noyau des Euglènes ; le nucléole est central et très gros ; le nucléoplasme est abondant avec une structure granuleuse ou fibrillaire, ce qui est l'indice de l'existence d'un spirème (2).

Au moment où le noyau va se diviser, la cellule s'arrondit plus ou moins et le nucléole s'allonge en un bâtonnet qui atteint la membrane nucléaire ; les chromospires ou replis du spirème se placent parallèlement au nucléole. Le nucléole, en continuant à s'allonger, dépasse la surface du noyau et il se renfle à ses deux extrémités ; les chromospires sont alors complètement parallèles à l'axe ; celui-ci s'allonge davantage, entraînant à ses deux extrémités renflées les chromospires qui ont subi une division transversale. Enfin les chromospires s'unissent en un nouveau spirème autour de chaque nucléole revenu à la forme sphérique

(1) Klebs : *loc. cit.*, p. 368.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Euglèniens*, *loc. cit.*, p. 235.

(Pl. XXXIII, fig. 5-8). C'est à l'anaphase que la cellule commence à montrer l'étranglement qui la séparera en deux cellules-filles.

Comme la cellule-mère s'arrondit pour la bipartition, on a quelque difficulté à reconnaître le sens de la division ; nous avons pu cependant établir que cette bipartition est transversale, d'après la position occupée par le tube œsophagien.

En résumé, le noyau du *Peranema* a une structure exactement semblable à celui des Eugléniens ; il se divise de la même manière par haplomitose.

c) *Petalomonadina.*

En suivant la classification donnée par Klebs, c'est ici que nous devons étudier un petit organisme désigné par Stein sous le nom de *Scytomonas pusilla* ; nous allons constater une fois de plus que les groupements, en systématique, éloignent souvent les uns des autres des êtres qui se touchent et sont proches parents ; le *Scytomonas pusilla* ne diffère de l'*Euglenopsis vorax* que par ses dimensions beaucoup plus faibles ; si la forme du corps est plus fixe, c'est une question de degré qui ne peut guère intervenir dans la considération de la parenté de ces deux Flagellés.

Scytomonas pusilla Stein.

Ce petit organisme vit dans les infusions ; Stein, qui l'a découvert, s'est borné à en donner quelques figures qui le représentent à l'état ordinaire et au stade de division longitudinale; pour en avoir une idée plus complète, il faut arriver aux recherches de Klebs (1).

Ce savant indique comme dimensions du corps : longueur, 4, 8-6 μ ; largeur, 2,4-3 μ ; la forme que nous avons étu-

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 377.

diée, et qui appartient cependant à cette espèce, avait des dimensions sensiblement plus grandes, puisque sa longueur atteignait 10 μ et davantage.

Le corps a une forme ovale, avec une extrémité postérieure assez fréquemment arrondie; à l'avant, se trouve un flagellum assez rigide, de la longueur du corps ; nous avons parfois remarqué à son point d'insertion un petit nodule chromatique; mais cette disposition n'est pas générale; il existe à l'avant une vacuole auprès de laquelle une seconde se forme avant que la première ait disparu (Pl. XXXIII, fig. 9).

Le corps est de consistance assez rigide; il ne se déforme pas ; le cytoplasme est incolore ; il renferme quelques petits granules.

Le mode de nutrition a été bien indiqué par Klebs ; le *Scytomonas* avance doucement en avant, en agitant son flagellum; brusquement le corps s'arrête et le flagellum devient immobile ; on aperçoit alors une Bactérie fixée à l'avant du corps ; s'il s'agit d'une espèce de forte taille, on peut constater que la réfringence de la Bactérie diminue ; son contenu passe dans le cytoplasme du Flagellé ; celui-ci reprend ensuite son mouvement, abandonnant l'enveloppe vide ; il n'a pas été possible à Klebs de s'assurer si les Bactéries de petite taille étaient ainsi absorbées ou si elles pénétraient directement à l'intérieur du corps.

Nos observations ont porté principalement sur le noyau qui n'était connu que par cette seule remarque de Klebs : « Unterhalb der Vacuole liegt der kleine blaschenformige Kern (1). »

Le noyau est situé exactement au milieu du corps ; son diamètre est de 2 μ environ ; on ne distingue qu'un nucléole entouré d'une zone étroite de nucléoplasme incolore (Pl. XXXIII, fig. 10) (2).

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 378.
(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 379.

Malgré ces dimensions minuscules, nous avons pu suivre tous les stades de la division nucléaire ; le nucléole s'allonge dans le sens transversal en forme de bâtonnet chromatique ; celui-ci est recouvert par la couche mince du nucléoplasme ; le bâtonnet nucléolaire va ainsi buter par ses deux extrémitéscontre la paroi du corps.

Pendant cette transformation du noyau, des changements se produisent à l'avant de la cellule ; le nodule chromatique, dont nous avons déjà signalé l'existence à la base du flagellum, s'élargit, et il semble se diviser en deux autres nodules que nous retrouvons un peu plus tard ; ces formations doivent être sans doute assimilées à des blépharoplastes. C'est à ce moment que l'échancrure antérieure commence à se montrer ; chaque pointe est munie de son flagellum ; nous ne saurions dire exactement d'où viennent ces deux flagellums ; il est assez probable qu'un nouveau flagellum s'est développé à côté de l'ancien.

Pendant que l'échancrure progresse, l'axe nucléolaire se renfle à ses deux extrémités, et la reconstitution se fait comme dans l'*Euglenopsis* ; nous avons bien vu les deux extrémités portant les flagellums s'écarter l'une de l'autre, mais nous n'avons pas assisté à la séparation des deux nouveaux individus (Pl. XXXIII, fig. 12-19).

Nous aurions à faire, au sujet de ce mode de division du noyau, les mêmes observations que celles qui viennent d'être développées à propos de l'*Euglenopsis vorax* ; c'est une simple amitose par étirement à cause de l'absence de spirème ; mais il n'est pas douteux que ce soit là le prototype de l'haptomitose des Eugléniens.

L'organisation du *Scytomonas* et son mode de nutrition viennent confirmer cette conclusion ; nous nous rapprochons de plus en plus du type ancestral monadien qui a donné naissance aux Eugléniens.

La chose est à ce point frappante que Kent, sur la foi de la description de Stein, plaçait le *Scytomonas* à côté du

genre *Oikomonas* et que Klebs, tout en conservant ce Flagellé dans les *Petalomonadina*, reconnaît que le mode de nutrition est celui des Monadiens.

Il nous reste à parler d'un détail d'organisation qui se rencontre fréquemment dans cette espèce, et qui est d'interprétation difficile.

Klebs a remarqué que chez le *Scytomonas*, certains individus présentaient une échancrure postérieure, au lieu de l'échancrure antérieure qui se produit normalement pour la bipartition ; à première vue, l'idée d'une copulation se présente naturellement à l'esprit ; mais on est détourné de cette idée par le fait que l'extrémité de la cellule, ainsi échancrée, ne porte qu'un flagellum et ne possède qu'une vacuole; Klebs pense qu'il faut voir là une exception dans la façon dont se produit l'échancrure pour la division « Hochst wahrscheinlich kann die Einschnurung ausnahmsweise am Hinterende beginnen immerkin eine auffallende Erscheinung (1). »

Stein avait déjà fait autrefois une remarque semblable à propos du *Cercomonas muscae domesticae* (2).

Nous aurions vivement désiré pouvoir élucider ce point délicat du développement.

Nous pouvons affirmer qu'il ne s'agit pas d'une bipartition ordinaire, avec un simple changement dans la direction de l'échancrure.

En effet, nous venons de voir que la division du noyau accompagne la bipartition de la cellule ; or, chez tous les individus qui présentent une échancrure postérieure, les deux noyaux sont à l'état de repos ; ils sont tels, aussi bien lorsque cette échancrure est à peine visible que plus tard, alors que cette échancrure va jusqu'au voisinage du flagellum (Pl. XXXIII, fig. 20-23).

(1) Klebs : *Loc. cit.*, p. 379.
(2) Stein : *Loc. cit.*, pl. I, Abth. II, fig. 4.

Cette seule constatation n'implique pas cependant nécessairement, comme conséquence, l'absence de toute relation entre cette disposition et la bipartition ; il faudrait simplement admettre que, par exception, la division ordinaire fournit des individus binucléés qui plus tard se séparent en deux.

Nous avons suivi un de ces individus pendant vingt minutes ; il n'a présenté aucun changement. Or la division chez les Flagellés est, en général, assez rapide ; il est donc assez étonnant qu'aucun progrès dans la bipartition ne se soit manifesté pendant un intervalle de temps aussi long. La présence d'un seul flagellum, inséré sur un unique blépharoplaste, alors que la cellule est très profondément échancrée, me semble constituer un autre argument des plus sérieux contre l'hypothèse de la bipartition.

Toutes ces raisons résumées me semblent suffisantes pour affirmer qu'il ne s'agit pas ici d'un stade de bipartition.

L'hypothèse d'une copulation est plus séduisante, mais elle se heurte à une grave objection ; il est difficile, en effet, de concilier la présence d'un unique flagellum avec la fusion de deux gamètes.

Il faut donc attendre de nouvelles observations avant de se prononcer.

CINQUIÈME PARTIE

Nous ne pouvons songer à résumer tous les faits d'observation contenus dans ce mémoire : pour chacun d'eux, il est nécessaire de se reporter à la description qui en a été donnée dans la partie systématique.

Mais il peut être utile de traiter ici à un point de vue général quelques-uns des problèmes qui se rattachent étroitement à la vie des organismes inférieurs, et qui ont une répercussion immédiate sur notre façon d'envisager la biologie des êtres supérieurs.

A) *La chromatine extranucléaire.*

Nous allons tout d'abord envisager la question de la *chromatine extranucléaire*, qui, on peut le dire sans exagération, a pris, dans ces dernières années, une place considérable dans les préoccupations des histologistes et des protistologistes.

La théorie des *chromidies* et du *réseau chromidial* a été développée en 1902 par R. Hertwig dans un mémoire qui depuis a servi de base à tous les travaux et à toutes les discussions sur ce sujet (1).

R. Hertwig désignait sous le nom de *chromidies* des corpuscules qui sont disséminés dans le protoplasma de l'*Actinosphærium* et qui se colorent, sous l'influence des réactifs, comme la chromatine ; ils tirent leur origine des noyaux, et dans certains cas on peut voir ceux-ci se transformer en chromidies.

Le nom de *réseau chromidial* était donné par R. Hertwig

(1) R. Hertwig : *Die Protozoen...* (Archiv. f. Protist., Bd. I., 1902).

à un réseau chromatique extranucléaire, qui existe chez les Arcelles et qui forme une sorte d'anneau à la périphérie du corps. D'après ce savant, le réseau chromidial possède la propriété de fournir *directement de nouveaux noyaux* qui serviront à la reproduction, alors que les deux anciens noyaux sont destinés à disparaître par dégénérescence.

Il est facile maintenant de saisir l'importance de ce fait pour le cas où il eût été établi de manière irréfutable.

La question de la *génération spontanée* va s'ouvrir à nouveau, non plus, il est vrai, à propos de la cellule elle-même ou de l'organisme protozoaire qu'elle constitue, mais pour un élément de cette cellule, dont l'individualité se trouvait presque consacrée au même titre par l'adage bien connu, cher aux histologistes : *Omnis nucleus a nucleo.*

A l'heure actuelle, les disciples d'Hertwig ne semblent avoir aucun doute sur la naissance de nouveaux noyaux aux dépens d'un réseau chromidial, chez un certain nombre de Protozoaires, et ils ne cachent pas leur espoir d'étendre ces notions nouvelles aux éléments cellulaires des Métazoaires.

C'est ainsi qu'Awerinzew, à la suite d'une étude sur le *Lymphocystis johnstonei*, écrit : « Die hier beobachtete Erscheinung einer vollstandigen Verschmelzung des Chromatins, Plastins und Protoplasmas mit darauf folgendem Auftreten von neuen Kernelementen aus dieser gemeinsamen homogenen Masse kann unter anderem als eine aus gezeichnete Illustrierung zu der vom Schaudinn ausgesprochenen Auffassung von der Ubereinstimmung von Kernsubstanz und Protoplasma dienen (1). » Et plus loin, le même auteur ajoute que, pour lui, le temps est proche où on aura, comme pour les Protozoaires, la preuve que chez les Métazoaires, les noyaux ne proviennent pas nécessairement d'autres noyaux préexistants.

(1) S. Awerinzew : *Studien über parasitische Protozoen* (Archiv. f. Protistenk. Bd. XIV, 1909, p. 353).

Lorsqu'on se trouve en présence d'une théorie aussi importante que celle-ci, il est intéressant, avant de la soumettre à une étude critique, d'en suivre l'évolution, à partir du germe, celui-ci fût-il, comme dans le cas actuel, le résultat presque certain d'une erreur d'observation.

La théorie repose sur la formation, chez l'*Arcella vulgaris*, de nouveaux noyaux, aux dépens du réseau chromidial. Nos propres recherches, exposées précédemment, viennent à l'encontre de cette opinion ; mais la chose n'aurait pas d'autre importance, si par ailleurs on avait assisté à la naissance de noyaux formés par la chromatine extranucléaire. On a alors comme second point de départ les recherches de Schaudinn sur les *Polystomella* (1).

Il existe chez ces Foraminifères une alternance de générations. La génération microsphérique possède de nombreux noyaux qui, à la fin de la période végétative, se dissolvent et se transforment en chromidies, de telle sorte que tout le protoplasma est parcouru par un réseau et par des stries chromatiques. Ce protoplasma sort de la coquille et il se fragmente en *pseudopodiospores* qui sont le point de départ de la génération mégalosphérique. Ces pseudopodiospores n'ont d'abord que des chromidies dans leur cytoplasme ; plus tard, avec la formation de la coquille, on voit un noyau principal se différencier aux dépens des chromidies, alors que les autres chromidies se divisent et se multiplient. Pendant que le noyau principal disparaît par dégénérescence, les chromidies se transforment en noyaux vésiculaires ; ceux-ci subissent par karyokinèse une double bipartition, s'entourent de protoplasma, deux flagellums apparaissent, et on a alors une flagellospore qui copule avec une autre pour donner une copula. De ces copula proviennent les individus microsphériques.

(1) Consulter pour la bibliographie le mémoire de F.-W. Winter : *Zur Kenntnis der Thalamophoren* (Arch. f. Protist., Bd. X, 1907).

On peut déjà entrevoir une différence essentielle entre le rôle attribué aux chromidies de l'*Actinosphærium* et celui qui est rempli par le réseau chromidial des Arcelles et les chromidies du *Polystomella*. Dans le premier cas, la chromatine extranucléaire ne sert qu'aux échanges intracellulaires ; elle ne prend part qu'aux phénomènes de nature végétative ; dans le second cas, cette chromatine du protoplasma fournit les noyaux des éléments reproducteurs.

Cette distinction a été établie avec beaucoup de soin par Richard Goldschmidt (1) ; cet auteur a proposé de conserver pour la première le nom de chromidium et de chromidies, alors que pour la seconde on emploierait la désignation de *sporetium*, expression qui aurait l'avantage d'indiquer le rôle que joue cette chromatine extranucléaire dans les phénomènes reproducteurs. Mesnil a fait remarquer que cette expression de sporetium et de sporeties avait déjà été employée dans un autre sens, chez les Mycètes, et il propose de distinguer les chromidies végétatives sous le nom de *trophochromidies*, alors que les chromidies reproductrices seraient désignées sous le nom d'*idiochromidies* (2). De son côté, et la même année, Schaudinn sépare les *chromidies* en *somatochromidies* et *gamétochromidies* (3).

Nous allons maintenant examiner l'état de nos connaissances au sujet de ces deux sortes de formations, en commençant par les premières, c'est-à-dire par celles qui sont en relation avec les phénomènes végétatifs.

Le type de ces chromidies végétatives se trouve chez l'*Actinosphærium*, où elles ont été étudiées à diverses reprises par R. Hertwig ; ce sont des corpuscules en forme de bâtonnets ou de grains anguleux qui sont situés principale-

(1) R. Goldschmidt : *Die Chromidien der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Bd. V, 1905, p. 126).

(2) Mesnil : *Chromidies et questions connexes* (Bull. Institut Pasteur, vol. III, 1905, p. 313-322).

(3) Cité d'après Winter, *loc. cit.*, p. 103.

ment dans la couche médullaire ; leur abondance est surtout grande dans les périodes de jeûne ou de pléthore; ils sont formés d'un mélange de chromatine et de substance nucléolaire. Les chromidies proviennent des noyaux : ceux-ci, en totalité ou en partie, perdent leur membrane et la chromatine émigre dans le protoplasma en prenant diverses formes ; les noyaux qui subissent cette transformation ne diffèrent en rien, au point de vue morphologique, des noyaux ordinaires. Dans ses premières recherches, R. Hertwig pensait que les individus pouvaient reformer de nouveaux noyaux en utilisant ces chromidies ; mais ce savant a reconnu depuis, en 1904, que les individus chez lesquels la totalité des noyaux avait subi la transformation en chromidies étaient désormais incapables de survivre (1) ; dans le cas où ils continuaient à se développer, c'est que leur protoplasma renfermait encore quelques noyaux non modifiés. En résumé, les noyaux de l'*Actinosphærium* peuvent, en se détruisant, céder leur chromatine au protoplasma, sous la forme figurée de somatochromidies ; mais ces derniers éléments sont incapables de former de nouveaux noyaux. La constatation a son prix, car elle montre que, contrairement aux premières conclusions, l'individualité du noyau ne subit ici aucune atteinte.

Tout récemment, Maria Boissevain, étudiant l'action du froid et de la chaleur sur ce même *Actinosphærium*, a suivi à nouveau la production des chromidies par les noyaux et leur transformation ultérieure en pigment (2).

On doit probablement ranger dans cette même catégorie les corps chromatoïdes rencontrés par Léger chez diverses Grégarines (3) ; ils peuvent être disséminés dans le proto

(1) R. Hertwig : *Ueber phys. Degeneration bei Actinosphærium Eichhorni* (Festchr. f. E. Hæckel, 1904).

(2) M. Boissevain : *Ueber Kernwerh von Actinosphærium* (Archiv. f. Protist Bd. XIII, p 167).

(3) Léger : *La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus* (Arch. f. Protist., Bd. III, 1904).

et dans le deutomérite comme dans les *Stylorhynchus*, ou bien rassemblés en une masse compacte, comme chez le *Didimophyes gigantea* et la *Gregarina maculata*. Cette dernière espèce, soumise à un jeûne d'un mois, avait son protoplasma rempli d'un nombre considérable de chromidies particulièrement développées.

De son côté, Drzewecki, étudiant les *Monocystis magna*, *agilis* et *porrecta*, a vu les noyaux se fragmenter en particules de chromatine qui se répandent dans le protoplasma et y disparaissent (1).

Les observations de R. Goldschmidt (2) sur la formation des chromidies dans les *Pelomyxa* sont particulièrement intéressantes. Il existe ici une destruction régulière des noyaux donnant naissance aux chromidies et aux corps brillants ; dans les noyaux qui vont subir cette transformation, la membrane se renfle et s'écarte ainsi de la masse nucléaire, à laquelle elle reste reliée par de longs trabécules de linine. La plastine se sépare de la chromatine et, en augmentant de volume, tend à occuper toute la cavité nucléaire : pendant ce temps, la chromatine réunie en sphérule gagne la périphérie du noyau et se trouve éliminée dans le protoplasma où elle forme les chromidies ; la sphère de plastine qui reste devient directement un corps brillant, après disparition de la membrane nucléaire.

La présence de chromatine dans le protoplasma, sous quelque nom qu'on la désigne, est une chose bien établie. Il y aura lieu simplement de déterminer plus exactement dans chaque cas particulier son mode de formation.

1° Elle peut provenir d'une dégénérescence de noyaux dans un organisme plurinucléé ou dans un organe à plusieurs noyaux.

L'*Actinosphærium* et les *Pelomyxa* forment leurs chromi-

(1) Drzewecki : *Ueber veget. Vorg. im Kern und Plasma der Greg.* (Archiv. f. Protist., Bd. III, 1904).

(2) R. Goldschmidt : *Loc. cit.*, p. 130.

dies dans ces conditions ; mais il doit être bien entendu que si tous les noyaux subissent cette transformation, l'individu est appelé à disparaître.

Nous avons observé des phénomènes du même genre dans nos recherches sur le périthèce des Ascomycètes : les noyaux des anthéridies ne servent plus à la fécondation, qui se trouve reportée plus loin dans le développement ; ils entrent en dégénérescence, et leur chromatine se trouve disséminée dans le cytoplasme ; cette chromatine est sans doute utilisée ultérieurement dans les échanges cellulaires (1).

2° Il nous paraît probable que la chromatine des noyaux peut passer à l'état dissous au travers des membranes nucléaires pour aller se déposer en chromidies de forme variable dans le protoplasma ; ces chromidies, à leur tour, sont susceptibles de disparaître au même titre que certaines autres réserves cellulaires.

Toutes ces premières observations, qui ont eu pour point de départ les chromidies de l'*Actinosphærium*, si on les réduit aux faits bien établis, n'impliquent nullement une dérogation à l'opinion classique sur l'origine des noyaux.

Il en est tout autrement des recherches qui vont suivre : nous allons voir que toute une école, à la suite de R. Hertwig et de Schaudinn, admet qu'il existe ce que nous appellerons une *génération spontanée* des noyaux au sein du protoplasma.

Ce sont d'abord les travaux d'Hertwig sur l'*Arcella vulgaris*, d'après lesquels le réseau chromidial donne naissance à des noyaux qui sont désignés sous le nom de noyaux secondaires, pour les distinguer des deux gros noyaux ordinaires ou noyaux primaires. Tandis que ces derniers disparaissent, les autres, au contraire, nés du chromidium, subissent des divisions karyokinétiques : les Arcelles arrivent ainsi à posséder

(1) P.-A. Dangeard : *L'origine du périthèce chez les Ascomycètes* (le Botaniste, série X).

un nombre plus ou moins grand de noyaux secondaires.

Hertwig a étendu ses observations à d'autres Monothalmes où il a rencontré également un chromidium affectant des dispositions variables : ce réseau chromidial joue un rôle analogue à celui des Arcelles, en particulier dans les *Difflugia globosa* et *pyriformis* et aussi dans l'*Echinopyxis aculeata ;* il fournit de petits noyaux secondaires, alors que le noyau primaire est encore « *nachzuweisen* ».

Nous avons, d'autre part, les recherches de Schaudinn sur le *Polystomella* que nous avons citées précédemment : dans ce genre, les chromidies se transforment en noyaux qui sont utilisés par chaque gamète.

Des phénomènes analogues se passent lors de la reproduction dans le *Centropyxis aculeata* et chez le *Chlamydophrys stercorea* ; à un moment donné du développement, et en rapport avec la reproduction sexuelle, le noyau végétatif entre en dégénérescence et le réseau chromidial ou les chromidies fournissent les noyaux des gamètes.

L'*Amœba coli* possède, toujours d'après le même savant, un chromidium aux dépens duquel se différencient les noyaux sexuels ; chez l'*Entamoeba histolytica*, le noyau, à la fin de la vie végétative, produit des chromidies qui se disséminent dans le protoplasma ; à ce moment, le noyau meurt et les chromidies se disposent à la surface, s'entourent de cytoplasme et forment des spores qui s'enkystent et serviront à une nouvelle infection (1).

Les recherches de Schaudinn tendent donc à prouver qu'à côté des noyaux végétatifs ordinaires un certain nombre de Protozoaires possèdent un réseau chromidial ou des chromidies dont le rôle est de fournir les noyaux sexuels par génération spontanée, alors que les noyaux végétatifs meurent et disparaissent ; les chromidies de cette espèce correspondent à des gamétochromidies.

(1) Consulter R. Goldschmidt : *Loc. cit.*, p. 131-134.

Schaudinn a tiré de ces observations un certain nombre de conclusions dont nous aurons aussi à nous occuper au titre sexualité.

Les noyaux ordinaires, appelés à mourir tôt ou tard par dégénérescence, sont des noyaux végétatifs comparables au *macronucleus* des Infusoires ; les chromidies qui engendrent les noyaux sexuels correspondent au *micronucleus* ; les organismes protozoaires auraient ainsi des noyaux de deux sortes, comme les Infusoires : les uns de nature purement végétative et comparables au macronucleus ; les autres sous forme de chromidies ou des noyaux qui en dérivent contiendraient la chromatine sexuelle au même titre que le *micronucleus*.

On a fondé sur ces différences toute une théorie de la sexualité qui tient une grande place dans les mémoires récents relatifs à la Protistologie.

Il ne faut pas craindre, pensons-nous, de déclarer hautement que la théorie de la génération spontanée des noyaux, aussi bien que celle qui attribue à la cellule des Protozoaires, et par extension à celle des Métazoaires, un double noyau, ayant des fonctions différentes, ne reposent à l'heure actuelle sur aucun fait probant.

Nous allons en donner la preuve en examinant les travaux qui se rapportent aux trois principales directions suivies en vue d'élucider ces problèmes.

1° La théorie de la génération spontanée des noyaux a vu le jour dans des études sur l'*Arcella vulgaris*. Or il résulte de nos recherches que les noyaux des Arcelles se transmettent par mitose conjuguée aux générations qui se succèdent ; le chromidium rentre dans la catégorie des somatochromidies, sans aucun rôle dans les phénomènes sexuels, s'il en existe ; toutes les erreurs qui se sont accumulées à propos de la reproduction des Arcelles ont été occasionnées par des faits de parasitisme ; qu'on veuille bien se reporter à ce que nous avons dit à propos des modes de reproduc-

tion connus sous le nom de bourgeonnement, agamogonie, gamogonie et chromidiogamie, et on verra qu'il est inutile de chercher plus longtemps à s'appuyer sur le développement des Arcelles pour combattre l'individualité de l'élément nucléaire.

Nous sommes moins à l'aise, parce que nous n'apportons pas d'observations personnelles, pour réfuter les conclusions de Schaudinn sur les *Polystomella* et organismes voisins.

Il semblerait même que le rôle des chromidies ne puisse faire aucun doute, à la suite du travail de F. W. Winter sur la structure et le développement du *Peneroplis* ; d'après ce savant, la chromatine extranucléaire du *Peneroplis* a, comme chez le *Polystomella*, la valeur de gamétochromidies (1).

Le *Peneroplis* présente un dimorphisme semblable à celui des autres Foraminifères ; il accompagne l'alternance de la génération asexuelle, représentée par les agamontes donnant les agamètes et par les gamontes fournissant les gamètes. Les individus agamontes renferment des noyaux sphériques ou allongés qui semblent se multiplier par une sorte de « division multiple » ; à la fin, le protoplasma est rempli de particules chromatiques ou chromidies : « Sobald der Agamet auskriecht und herumwandert, sind Stellen grosserer und geringer Dichte der fein verteilten Chromatinsubstanz deutlicher wir haben wieder einen mehr netzigstrahnigen Charakter vor uns (2). »

Les agamèes donnent en se développant des gamontes ; les particules chromatiques très nombreuses, disséminées dans le cytoplasme, n'ont pas de forme déterminée ; plus tard, un certain nombre d'entre elles se réunissent et forment, sans qu'on puisse suivre en détail le phénomène, un gros *macronucleus* ou noyau végétatif ; il rappelle par sa structure les noyaux des agamontes ; en dehors de lui, la chro-

(1) F. Winter : *Loc. cit.*
(2) F. Winter : *Loc. cit*, p. 101.

matine sexuelle est répandue dans le protoplasma sous forme d'une multitude de particules chromatiques. Tandis que le *macronucleus* entre en dégénérescence, ces petites chromidies s'organisent en noyaux qui probablement se divisent par mitose, avant de donner le noyau ordinaire des gamètes.

Notre intention n'est pas d'essayer de jeter le discrédit sur ces travaux relatifs à l'histologie des Foraminifères ; nous en apprécions la haute valeur et l'importance.

Mais si nous considérons que sur des organismes d'étude plus facile, comme les Arcelles, Hertwig et ceux qui l'ont suivi, Awerinzew, Elpatiewsky, Boris Swarczewsky, se sont trompés incontestablement sur le rôle du chromidium et la génération spontanée des noyaux, il nous sera permis de dire qu'il faut être très prudent dans l'appréciation des résultats annoncés à propos des Foraminières.

Il est à remarquer que chez les organismes dont le protoplasma renferme de nombreux noyaux, ceux-ci se divisent en même temps ; ils passent simultanément par les mêmes stades : c'est un fait que nous avons signalé à plusieurs reprises, en particulier chez les Vampyrelles. Or rien ne ressemble plus à des chromidies disséminées dans le protoplasma qu'un grand nombre de petits noyaux en mitose simultanée. Le fait est frappant chez les Vampyrelles, mais il est encore plus probant, comme point de comparaison avec les Foraminifères, si l'on se reporte aux *Synchytrium*. Le sporange primaire des *Synchytrium* possède un très gros noyau ; après un grand nombre de bipartitions, on arrive avec les sporanges secondaires à des éléments nucléaires très petits ; dans les dernières mitoses qui accompagnent la formation de ces sporanges secondaires, le protoplasma semble rempli de petits granules chromatiques sans individualité ; il ressemble tout à fait comme aspect au protoplasma du *Perenoplis*, avant la formation des gamètes. Si le *Synchytrium* offrait les mêmes difficultés d'observations que

les Foraminifères, on aurait sûrement quelque doute sur la parenté des noyaux des zoospores avec le gros noyau du début.

Avant d'admettre la génération spontanée des noyaux, nous attendrons personnellement qu'elle soit prouvée sur des exemples d'observation plus facile.

On a bien essayé cette démonstration chez les Amibes et chez différents Protozoaires ; mais il ne nous semble pas qu'on ait réussi.

Prenons d'abord les Amibes chez lesquelles on a signalé la présence de chromidies et la génération spontanée de noyaux.

On sait que Schaudinn avait décrit chez l'*Entamœba coli* une formation de noyaux aux dépens des chromidies, lors des phénomènes d'autogamie qui se produisent dans cette espèce ; mais Hartmann a constaté récemment que les anciens noyaux persistent et que les chromidies sont de nature purement somatique, ainsi que la chose a lieu, d'après Wenyon, chez l'*Entamœba muris*.

Dans l'*Entamœba tetragena*, Hartmann décrit des chromidies qui sortent du noyau et se divisent dans le cytoplasma pour s'unir à nouveau ensuite en un ou plusieurs corps compacts qu'il désigne sous le nom de « somatische Kermelemente » (1).

Tout récemment, Hartmann est revenu sur cette formation des chromidies, à propos de l'*Amœba histolytica*, et il écrit : « Vielleicht entstehen die ersten sog. Chromidialkorner ausschliesslich durch derartige Caryosomteilung, so dass es sich in Wirklichkeit um gar keine echte Chromidienbildung sondern um die eine oder mehrmalige Abschnurung totipotenter kleiner Kerne handelt (2). »

En lisant ces lignes et celles qui suivent, on se rendra

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (*loc. cit.*, p. 281).

(2) Hartmann : *Untersuchungen über parasitische Amoben* (Arch. f. Protist., Bd. XVIII, p. 215).

compte que tout ce qui a été dit jusqu'ici au sujet des relations entre chromidies et noyaux chez les Amibes est hypothétique, sinon complètement inexact.

Dans les nombreuses espèces d'Amibes que nous avons étudiées, nous avons rencontré des chromidies au moment de l'enkystement ; ces chromidies se montrent tout au début de la formation du kyste ; elles sont plus ou moins nombreuses ; elles forment soit des corpuscules compacts de chromatine, soit des sphérules granuleuses ; ces chromidies sont disposées autour du noyau qui occupe le centre. Il est assez naturel de supposer que la chromatine de ces chromidies est en relation avec l'activité nucléaire ; mais si cette chromatine provient du noyau, elle n'en sort qu'à l'état dissous, pour aller se déposer ensuite dans le cytoplasme. Nous avons des doutes sérieux sur l'exactitude des descriptions d'auteurs qui admettent que des chromidies sortent du noyau à travers la membrane. Les chromidies des Amibes disparaissent dans les kystes plus âgés et le cytoplasme devient achromatique ; le noyau lui-même, qui continue à occuper le centre du kyste, paraît beaucoup moins chromatique qu'auparavant.

Rien ne permet de croire qu'il existe chez les Amibes, ainsi que la chose a été admise tout d'abord, une formation de noyaux aux dépens des chromidies ; on doit même éviter avec soin d'employer pour ces formations le nom de noyaux somatiques ; il s'agit simplement d'une substance qui circule dans la cellule et peut se déposer dans le cytoplasme, d'une façon transitoire ou permanente ; en comparant des chromidies à des noyaux, on commet une erreur semblable à celle qui consisterait à ranger les grains d'amidon dans la catégorie des chromatophores.

Inutile d'ajouter que nous n'admettons en aucune façon le schéma de l'autogamie du *Bodo lacertae*, tel qu'il a été donné par Prowazek. On verrait sortir du noyau un certain nombre de vésicules chromatiques qui s'assembleraient en-

suite pour former le noyau sexuel destiné lui-même à se diviser plusieurs fois, avant de donner les noyaux de copulation (1)..

En résumé, nous considérons, à la suite de nos recherches sur les organismes inférieurs, que la théorie de l'individualité des noyaux n'est pas aussi menacée qu'on veut bien le dire. Malgré les affirmations de toute une école, *nous n'hésitons pas à écrire qu'aucun fait probant ne permet de croire à une génération spontanée des noyaux.* Là où, comme chez les Arcelles, cette transformation du réseau chromidial en noyaux secondaires paraissait indiscutable, nous avons montré que les auteurs avaient été induits en erreur par des faits de parasitisme ; les deux noyaux ordinaires, loin de se détruire, se transmettent par mitose aux diverses générations qui se succèdent.

Chez les Amibes également, nous avons toujours constaté *une indépendance complète entre les chromidies et le noyau* : les chromidies représentent un simple transport de substance du noyau au cytoplasme ou inversement ; ce sont des éléments souvent transitoires.

Reste la question des Foraminifères, trop obscure pour qu'on puisse s'en servir utilement dans un problème de cette importance.

Si maintenant nous cherchons les causes qui ont pu produire dans ces dernières années un tel mouvement en faveur de la génération spontanée des noyaux, nous les trouvons :

1° Dans l'état encore trop fragmentaire de nos connaissances sur le mode de division des noyaux chez les organismes inférieurs. On a pu croire ainsi que ces noyaux disparaissaient à certaines périodes du développement, alors qu'ils étaient simplement à un des stades de la mitose ; les

(1) Prowazek : *Unters. über einige parasitische Flagellaten* (Arb. a. d. Kais., Gesundheitsamt, Bd. XXI, 1904).

histologistes savent bien qu'à ce moment, les noyaux sont difficiles à apercevoir, surtout lorsque leur diamètre est réduit à quelques μ, comme chez beaucoup d'organismes inférieurs ;

2° Dans le fait que les organismes inférieurs peuvent ingérer dans leur protoplasme des proies de nature variable : algues, flagellés, etc. ;

3° Dans les nombreux cas de parasitisme qui se rencontrent chez les Protozoaires ; nous en avons fait connaître un certain nombre ; il en existe d'autres.

Personne n'est à l'abri d'une erreur ; mais ces erreurs auraient moins d'importance si les auteurs adoptaient comme ligne de conduite de toujours prévenir le lecteur quand il leur reste quelque doute sur l'exactitude d'une observation ou sur son interprétation.

B) *Le noyau et son mode de division.*

L'étude du noyau, telle qu'elle a été faite dans ce mémoire, s'étend à de nombreux genres et à un nombre assez considérable d'espèces appartenant à tous les groupes d'organismes inférieurs : elle s'applique non à un stade quelconque du développement, mais le plus souvent à la vie de l'être tout entière. Dans ces conditions, il serait bien extraordinaire que nous n'ayons pas rencontré un seul cas de génération spontanée des éléments nucléaires si cette origine existe réellement, ainsi que beaucoup d'auteurs essayent maintenant de nous le faire admettre.

Notre opinion est donc que l'individualité du noyau n'est nullement menacée pour l'instant, et que l'ancien adage si combattu dans ces dernières années par toute une école de protistologues, « *omnis nucleus a nucleo* » n'a nullement perdu de sa valeur.

Nous ignorons, bien entendu, ce que nous réserve l'avenir; mais pour l'instant, constatons que la génération spontanée

des noyaux est aussi invraisemblable que la génération spontanée des cellules et des individus. *L'erreur qui consiste à faire naître des noyaux aux dépens du* CHROMIDIUM *des Arcelles, est, selon nous, à rapprocher de celle qui consistait à attribuer autrefois la naissance des grenouilles au simple limon des marais.*

Nous sommes, au contraire, partisan de l'hypothèse monogéniste aussi bien pour le noyau que pour la cellule.

Au fur et à mesure que nos connaissances sur le monde des infiniment petits se complètent et se précisent, nous voyons de mieux en mieux la parenté des différents groupes ; nous constatons qu'ils se rattachent les uns aux autres ; le nombre des types d'organisation diminue de plus en plus à mesure que nous remontons vers l'origine des êtres ; nous arrivons ainsi à une forme primitive qui devait être assez peu différente de ce qu'est aujourd'hui une amibe, par exemple.

Nous pouvons, à partir de ce germe, de cette gouttelette de protoplasma vivant, suivre les différenciations qui se sont produites, soit du côté des Rhizopodes, soit du côté des Flagellés, soit du côté des Algues inférieures, soit encore du côté des Champignons ; non seulement nous suivons la marche des transformations, mais souvent nous en connaissons la cause.

A côté de cette notion incontestée, depuis longtemps établie, d'une structure cellulaire commune à tous les êtres vivants, nous en plaçons une autre qui la complète et l'explique : toutes les cellules, quelque variées que soient leurs formes, quelque compliquée que soit leur organisation, si perfectionné que paraisse leur mécanisme, ont une même origine : qu'elles appartiennent aux plantes ou aux animaux ; qu'elles fassent partie du cerveau d'un Métazoaire ou qu'elles constituent une unité dans le monde des Protozoaires, ces cellules dérivent d'un unique germe primitif, à travers des millions de générations.

Or cet unique germe primitif, cette cellule qui est à la base de toutes nos classifications, possédait un noyau, c'est-à-dire un élément dont la présence était nécessaire tout aussi bien au fonctionnement vital qu'à la reproduction elle-même.

Ce noyau du germe primordial est, selon nous, la souche de tous les noyaux qui existent ou ont existé, de même que la cellule primitive est l'ancêtre de toutes les cellules constitutives des êtres vivants.

En un mot, la génération spontanée n'existe pas plus pour les noyaux qu'elle n'existe pour les éléments cellulaires et les individus.

S'il en est ainsi, on doit pouvoir arriver à retracer l'évolution du noyau dans ses rapports avec l'évolution de la cellule elle-même ; on doit pouvoir suivre ses diverses transformations à travers les groupes à partir d'un type primitif.

L'étude du noyau à ce point de vue est encore à faire presque tout entière. On ne supposait pas, il y a quelques années, que le mode de division du noyau et sa structure possèdent une valeur en classification : la chose est devenue incontestable, à la suite de nos recherches sur les Eugléniens. On n'aurait pas cru davantage qu'il était possible de rechercher la phylogénie des nombreuses familles de Protozoaires et de Protophytes, en utilisant les divers aspects des phénomènes de mitose, et cependant le mémoire actuel fournit à cet égard des preuves nombreuses et convaincantes.

On nous objectera certainement que la cellule primitive, renfermant un noyau qui serait la souche de tous les autres, constitue déjà une individualité très élevée en organisation, dont nous ne connaissons ni l'origine ni le mode d'apparition.

Sans doute ; mais tout ce qui précède la naissance de cette cellule ne peut encore, à l'heure actuelle, être discuté scientifiquement.

Nous voulons en rester ici aux faits d'observation et chercher la meilleure manière de les interpréter.

Or, si nous trouvons dans un spermatozoïde humain, par exemple, une structure semblable à celle d'un Flagellé ; si nous constatons approximativement dans les deux organismes les mêmes relations entre l'appareil locomoteur et le noyau ; si, poussant plus loin l'examen, nous trouvons que ces noyaux ont une structure identique et proviennent de mitoses en tout point pareilles, notre esprit éprouvera une certaine satisfaction à constater que cette similitude tient à une origine commune tant du côté de la cellule que du côté de son élément nucléaire. Notre satisfaction serait bien plus grande encore si nous pouvions savoir comment il se fait que de ces deux germes morphologiquement semblables, on peut le dire, l'un renferme peut-être en puissance le génie d'un Newton ou la puissance modificatrice des idées d'un Darwin ou d'un Lamarck.

Mais il faut se résoudre à n'entrevoir la vérité qu'à travers une brume épaisse, où tout, pour ainsi dire, est discuté ou discutable ; nous n'avançons que péniblement et lentement à la recherche d'une explication rationnelle du monde vivant.

Si, par exemple, on peut accepter définitivement, semble-t-il, la théorie cellulaire et les principes d'évolution qui s'y rattachent, parce que cette théorie ne trouve en face d'elle aucune objection sérieuse, nous reconnaissons volontiers que l'hypothèse d'une origine commune des noyaux n'offre pas le même degré de certitude.

Nous nous bornons à apporter des faits en sa faveur ; nous montrons que les observations qui lui ont été opposées, dans ces dernières années, sont incomplètes ou erronées : une constatation imprévue peut demain, il est vrai, ruiner l'échafaudage. Il n'en resterait pas moins un essai de synthèse où chaque fait d'observation conserve sa valeur intrinsèque ; on y trouverait encore une tentative de groupement des struc-

tures nucléaires et des phénomènes de division, dans un domaine où il reste encore beaucoup à découvrir.

La *grosseur* du noyau chez les organismes inférieurs est, d'une manière générale, en relation étroite avec le volume de la cellule ; les plus gros noyaux ont été rencontrés chez l'*Arcella vulgaris*, le *Pelomyxa vorax*, le *Vacuolaria virescens* etc. ; les plus petits ont été vus dans les formes dissociées de l'*Anthophysa vegetans*, dans les *Spongomonas*, le *Scytomonas pusilla*, etc. ; le diamètre du noyau a ainsi montré des différences qui s'étendent de 1 ou 2 μ jusqu'à 30 μ et davantage. La *position* du noyau est, en général, la même pour les cellules d'une même espèce : théoriquement *le noyau occupe le centre de la cellule* ; la constatation est facile à faire pour les amibes et pour leurs kystes, lorsque ceux-ci sont uninucléés.

Si la cellule est polarisée avec une extrémité antérieure et une extrémité postérieure comme chez les Flagellés, on observe trois manières d'être différentes, reliées entre elles par de nombreux intermédiaires :

1° Le noyau occupe sensiblement le milieu du corps, comme chez le *Bodo caudatus*, le *Vacuolaria virescens*, l'*Euglenopsis vorax*, etc.

2° Il est situé au voisinage de la partie antérieure comme chez les *Monas*, les *Anthophysa*, les *Codosiga*, les *Codonocladium*, etc. ; on est porté à croire que cette situation du noyau à l'avant correspond ici à une répartition spéciale du protoplasma de la cellule : tout le protoplasma de la partie postérieure du corps correspond plus spécialement au trophoplasme de Strasburger ; c'est là que se trouvent les vacuoles nourricières : c'est là également que s'accumule chez les formes dissociées d'*Anthophysa* le gros globule de leucosine.

Chez les *Monas*, le noyau n'est séparé de la surface du corps que par un faible intervalle ; chez le *Trepomonas agilis*, les deux noyaux forment une véritable bordure à la cel-

lule, dans sa partie antérieure, constituant ainsi une exception des plus remarquables à la théorie.

3° Le noyau est assez rarement situé à la partie postérieure du corps : cette disposition existe cependant chez les Cryptomonadinées, où elle se rencontre chez le *Chilomonas Paramœcium* et les diverses espèces de *Cryptomonas*.

La *forme* du noyau est sphérique, sauf au moment des divisions ; mais sa substance est assez malléable pour qu'il puisse présenter des déformations plus ou moins étendues, s'il est comprimé par des enclaves ; c'est ainsi que chez le *Cryptomonas ovata* nous avons trouvé des noyaux dont la surface se moulait exactement sur celle des gros corpuscules qui remplissent certaines cellules et ressemblent à du paramylon.

La *structure* du noyau, lorsqu'on l'envisage chez les divers genres d'organismes inférieurs, semble présenter des différences assez grandes.

En réalité, on y distingue toujours une membrane nucléaire, du nucléoplasme et un nucléole, plus rarement deux.

Le nucléoplasme se montre assez souvent avec une structure homogène et achromatique, comme chez beaucoup d'Amibes et de Monadinées ; mais il est bien rare qu'au moment de la division, des granules chromatiques n'y apparaissent pas, précédant la différenciation des chromosomes.

Fréquemment aussi, le nucléoplasme est abondant ; sa substance renferme alors des granules chromatiques ou des filaments ; cette structure se voit particulièrement bien chez les Arcelles, les *Chilomonas*, les *Peranema*, etc.

Le nucléole a une importance extrêmement variable : le plus souvent il est compact ; cependant chez certaines amibes du groupe *limax*, sa structure est annulaire ; il est formé par un anneau chromatique limitant une partie centrale moins colorée. Le nucléole est réduit parfois à un corpuscule central très petit, comme chez les formes *Monas* de l'*Antho-*

physa vegetans : mais souvent la substance nucléolaire est abondante, et le nucléole forme une grosse sphère qui occupe une portion notable du noyau, comme chez beaucoup d'Amibes. Il en est ainsi également chez les Arcelles, les Eugléniens, etc.

Il existe certainement une relation étroite entre la quantité de substance nucléolaire renfermée à l'intérieur du noyau et les divers aspects que prend le noyau pendant la division.

Nous distinguerons dans le *mode de division* un certain nombre de cas.

1° *La division du noyau se fait sans qu'à aucun moment il y ait apparence de chromosomes ou de spirème* ; il s'agit alors d'*amitose* proprement dite.

Les exemples sont beaucoup moins nombreux qu'on ne le supposerait tout d'abord, et encore doit-on faire les plus expresses réserves sur leur signification.

Nous avons rencontré un cas de ce genre dans l'*Amœba limax* variété δ, où le nucléole annulaire se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre, sans que le nucléoplasme montre de chromosomes ; si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, nous aurions une sorte d'amitose rappelant celle qui a été décrite par Schaudinn dans l'*Amœba crystalligera*.

Nous avons fait les mêmes constatations pour deux Eugléniens, l'*Euglenopsis vorax* et le *Scytomonas pusilla* : le schéma de la division est bien celui des autres Eugléniens : le nucléole s'allonge en prenant l'aspect d'un haltère, mais le nucléoplasme reste homogène et ne laisse pas voir les chromospires telles qu'elles existent chez les autres Eugléniens. On se trouve en face de deux hypothèses : il est possible qu'on soit en présence d'une véritable amitose primitive de laquelle dérive l'haplomitose des autres Eugléniens ; mais il n'est pas impossible également que ces noyaux possèdent un véritable spirème qui reste invisible à cause de la petitesse des éléments nucléaires.

Notre opinion est que l'amitose, au sens propre du mot, est excessivement rare.

2° L'*haplomitose* est un mode de division nucléaire que nous avons fait connaître dans nos recherches précédentes sur les Eugléniens : *il est caractérisé par le fait que le spirème ne donne pas naissance à des chromosomes, mais à de simples chromospires* ; *le nucléole s'allonge et se sépare en deux parties qui entraînent chacune une moitié du spirème* ; nous avons ajouté ici, aux nombreux cas que nous avions fait précédemment connaître, celui du *Peranema trichophorum*.

3° Le nom de *téléomitose* doit être réservé à la division indirecte du noyau, quelle que soit la façon dont se comporte le nucléole ; *pour qu'il y ait téléomitose, il suffit qu'il existe au moment de la division des chromosomes à répartir entre les deux noyaux-frères.*

Mais on conçoit que cette téléomitose n'a pas montré du premier coup et partout des caractères identiques ; le but à atteindre était une répartition exacte de la chromatine entre les deux noyaux-frères ; pour arriver à ce résultat, il y a eu des essais, des tâtonnements dont nous retrouvons encore la trace.

Si on met en parallèle le groupe des Eugléniens, avec son mode de division uniforme chez tous les genres et chez toutes les espèces, et le groupe des Amibes, on est frappé de voir que chez ces dernières, qui se distinguent à peine les unes des autres au point de vue morphologique, la division du noyau se fait suivant plusieurs modes différents.

Mais, en réfléchissant à cette apparente anomalie, on s'aperçoit qu'elle est due à la position même qu'occupent les Amibes dans la systématique ; elles représentent, ainsi que nous l'avons dit déjà, un centre d'évolution duquel se sont détachés les Rhizopodes, les Flagellés et toutes les familles qui dérivent des Flagellés. Or les différences que nous constatons actuellement dans le mode de division nucléaire des

Amibes est sans doute la reproduction fidèle des essais, des tâtonnements, des variations qui se sont produits autrefois à la naissance de chaque série évolutive partant des Amibes.

La destinée de chacune de ces séries était liée sans doute de façon étroite à la perfection acquise par les phénomènes de karyokinèse.

D'autre part, nous ne voyons guère ailleurs d'explication plausible au fait que la karyokinèse se passe d'une manière identique dans certaines Amibes et dans les cellules des organismes supérieurs.

Dans ces conditions, l'étude de la division du noyau chez les Amibes prend un intérêt très grand.

En dehors de la division directe qui devra être l'objet de nouvelles recherches, on distingue chez les Amibes deux cas de téléomitose qui, en apparence du moins, semblent très différents.

a) Dans le premier, le nucléole prend une importance considérable par rapport au volume total du noyau ; ce mode se rencontre dans diverses formes du type de l'*Amœba limax*.

Le nucléole se divise en deux moitiés qui forment les deux calottes polaires du fuseau : des granulations chromatiques, représentant les chromosomes, se disposent en une plaque équatoriale très régulière.

L'ensemble du noyau qui à ce stade possède un contour elliptique s'allonge et prend la forme d'une navette ; les chromosomes, après leur bipartition, deviennent moins distincts, et un peu plus tard, on les trouve groupés de chaque côté en un amas chromatique qui a un aspect claviforme au moment de la séparation définitive.

A l'anaphase, les noyaux en reconstitution possèdent donc une calotte polaire provenant de l'ancien nucléole, un amas chromatique représentant la fusion des chromosomes et un peu de nucléoplasme incolore.

Chaque noyau, à l'état de repos, montre à nouveau une membrane nucléaire, un très gros nucléole qui est constitué pour une part d'une calotte polaire, à laquelle paraît s'être ajoutée la chromatine des chromosomes.

Il est extrêmement difficile d'établir avec ce mode de division l'origine des chromosomes, et dans le cas où il s'agirait de formations permanentes, leur état dans le noyau au stade de repos ; il semble qu'ils viennent du nucléole à la prophase et qu'ils y retournent à l'anaphase.

En réalité, on pourrait admettre — et nous penchons pour cette hypothèse — que les chromosomes sont indépendants du nucléole et qu'ils se chargent d'une partie de la chromatine du nucléole, au moment de la division, chromatine qui reprend ensuite sa place dans le nucléole.

Cette hypothèse a l'avantage de permettre un rapprochement avec la téléomitose normale ; la différence consisterait simplement dans la persistance ici de l'individualité du nucléole et dans une répartition moins exacte de la chromatine par les chromosomes.

b) La division nucléaire des *Bodo* ne diffère guère de la précédente ; le nucléole se divise en deux corpuscules polaires ; mais la répartition de la chromatine sur les chromosomes est moins nette et sujette à des variations.

Cette chromatine apparaît à la prophase, dans le nucléoplasme, sous forme d'un arc chromatique qui devient ensuite massif.

On observe alors deux manières d'être : ou bien cet amas chromatique se sépare simplement en deux masses d'aspect claviforme, ou bien il se différencie en plusieurs bâtonnets qui subissent une division transversale, avant d'accompagner dans leur éloignement les corpuscules polaires.

L'aspect du noyau à l'anaphase est exactement semblable chez les *Bodo* à celui du même stade chez l'*Amœba limax*.

Wahlkamp a d'ailleurs signalé ce fait intéressant que la division chez la forme d'*Amœba limax* qu'il a étudiée pré-

sente deux manières d'être : la chromatine reste massive ou se différencie en bâtonnets analogues à ceux que nous avons trouvés dans le genre *Bodo*.

Nous avons conclu de ces diverses observations que les Flagellés de la série des *Bodo* ont leur point de contact avec les Amibes du type *limax*.

c) D'autres Amibes, comme l'*Amœba Gleichenii*, ont acquis la téléomitose ordinaire. Nous en avons donné une description complète en étudiant cette espèce.

Ici, la substance du nucléole disparaît complètement au cours de la mitose ; il existe un spirème qui se fragmente en un nombre fixe de chromosomes ; le fuseau est normal, sans corpuscules polaires ni centrosomes ; le stade de la plaque équatoriale est très net ; les chromosomes se séparent en deux groupes qui forment deux plaques chromatiques égales ; ces deux plaques, en s'éloignant, restent parallèles ; il en résulte un stade tonnelet caractéristique.

Les divers aspects de l'anaphase reproduisent en sens inverse ceux de la prophase, comme dans la mitose des organismes supérieurs ; les chromosomes s'unissent en un spirème qui devient indistinct dans le nucléoplasme, et la substance nucléolaire apparaît pour donner le nouveau nucléole.

C'est ce même mode de division que nous avons étudié autrefois chez les Chlamydomonadinées et le *Polytoma uvella*.

Nous l'avons retrouvé chez l'*Amœba Chattoni*, l'*Amœba paradoxa*, le *Cochliopodium bilimbosum*, les *Cercomonas*, les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Il semble que l'on soit autorisé à penser qu'à côté de la série évolutive des Flagellés, qui se rattachent, comme les *Bodo*, au type de l'*Amœba limax*, il en existe une autre qui a son point de départ avec les Amibes du type *A. Gleichenii*; cette dernière conduit, par les *Monas*, au *Polytoma uvella* et aux Chlamydomonadinées. De là, cette série se continue,

avec le même mode de division, du côté des Métaphytes et des Métazoaires.

On aurait ainsi un ensemble de faits concordants qui justifient la parenté des organismes supérieurs avec les Flagellés analogues au *Polytoma uvella*.

Dans notre théorie de la sexualité, en effet, nous avons suivi, à partir de cette dernière espèce, l'évolution de la reproduction sexuelle et montré son importance dans le cycle du développement des végétaux et des animaux.

Il y aurait une concordance que l'on pourra chercher à rendre plus précise, entre l'existence d'une téléomitose normale et celle de la fécondation ordinaire.

En d'autres termes, la téléomitose, qui assure la répartition mathématique de la chromatine des chromomères et des chromosomes aux nouveaux noyaux, aurait été nécessaire à l'évolution normale de la sexualité.

Les groupes en cul-de-sac, comme celui des Eugléniens, semblent se rattacher par leur mode de division nucléaire à des Amibes ne possédant que l'amitose, ou tout au moins une karyokinèse très imparfaite, à caractère variable, comme celle de l'*Amœba limax* ou des *Bodo*.

C'est également au type de l'*Amœba limax* qu'il faut rattacher la karyokinèse des Arcelles dont nous avons donné une description très complète.

Il est difficile de se prononcer actuellement sur l'importance en systématique des phénomènes nucléaires si intéressants que nous avons décrits dans le *Chilomonas Paramœcium* ; il s'agit évidemment d'une *téléomitose* possédant des caractères particuliers ; une conclusion serait prématurée en ce moment.

On conçoit qu'après avoir consacré plusieurs années à l'étude du noyau chez les organismes inférieurs, sans avoir jamais rencontré un cas de génération spontanée de cet élément, il nous soit difficile d'acquiescer aux vues de ceux qui attribuent au noyau des Protozoaires de multiples

transformations, en contradiction avec ce que nous savons du noyau des Métazoaires et des Métaphytes.

De ces transformations, nous n'avons jamais aperçu aucune trace, alors que nos observations mettaient au contraire en évidence la similitude d'organisation du noyau chez tous les êtres vivants, et l'analogie presque complète des phénomènes de division à tous les degrés du règne animal et du règne végétal.

Aussi croyons-nous devoir mettre en garde contre les tendances qui, même exprimées sous la forme dubitative, sont de nature à modifier la manière de voir précédente.

Après avoir étudié les chromidies chez plusieurs espèces d'Amibes, leur mode de formation et leur disparition, il nous sera sans doute permis de considérer comme inexactes des conclusions analogues à celles-ci : « Der Vorgang — il s'agit de la naissance des chromidies — beginnt damit, dass des Caryosom an die Kermmembran rückt und (eventuel durch heteropole Teilung ähnlich wie bei der oben abgebildeten Kernknospung) chromatisches Material an das Plasma abgibt. » Et plus loin : « Vielleicht entstehen die ersten sog. Chromidialkorper ausschliesslich durch derartige Caryosomteilung, so dass es sich in Wirklichkeit um gar keine echte Chromidienbildung, soudern um die ein oder mehrmalige Abschnürung totipotenter kleiner Kerne handelt (1). »

Caullery, analysant un autre travail du même savant, s'exprime en des termes qui montrent combien l'indécision est grande en ce moment parmi les histologistes et les zoologistes au sujet de ces tendances (2) : « L'étude des Protozoaires a fait connaître depuis quinze ans des types de division nucléaire tout à fait distincts de ce que nous four-

(1) Hartmann : *Untersuchungen über parasitische Amöben* (Arch. f. Protist., Bd. XVIII, 1909, p. 215).

(2) Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 7e série, t. XLIV, 1910, p. 24 de la Bibliographie.

nissaient les Métazoaires, en particulier la division multiple du noyau, signalée pour la première fois par Schaudinn chez *Calcituba* et retrouvée depuis sous des formes très variées, par beaucoup d'auteurs, chez de nombreux Protozoaires. D'autre part, il a été décrit, sous le nom de chromidies, des granulations chromatiques, dans le cytoplasme cellulaire, granulations d'origine nucléaire, et qui, dans certains cas (trophochromidies), ne joueraient qu'un rôle végétatif (mal précisé encore), dans d'autres cas (Foraminifères, *Entamœba histolyca*, Radiolaires) seraient l'origine des noyaux d'éléments reproducteurs (spore ou gamètes) : ces dernières chromidies ont été appelées généralement sporéties. Hartmann essaie de réduire tous les faits de ces divers ordres assez bien établis à une même conception synthétique : à savoir que tous pourraient se ramener à une multiplication du karyosome du noyau primitif ; celui-ci serait donc un noyau complexe, ayant la valeur d'une somme de noyaux, ou une polyénergide, pour reprendre une expression de Sachs. Il y aurait donc lieu de reprendre, avec cette notion directrice, l'étude des divers cas de division nucléaire multiple ou de formation de chromidies ; l'idée est séduisante, parce qu'elle ramène finalement à la division nucléaire (sous la forme de mitose primitive, si répandue chez les Protozoaires) des faits très disparates et très paradoxaux, comme la constitution directe de noyauxau sein duc ytoplasma, conception à laquelle menaient les faits groupés sous le nom de chromidies ; elle est donc importante pour la biologie générale et la notion de la cellule. »

Pour dire toute notre pensée, *la notion d'un noyau complexe, ayant la valeur d'une somme de noyaux « polyenergide Kerne », est aussi inexacte que la plupart des observations sur la division multiple de l'élément nucléaire, dans la forme où on les a présentées.*

On pourrait avoir des doutes sérieux sur l'existence même

de ce mode de division qui a été signalé par Schaudinn chez les *Calcituba*.

Prenons, en effet, le récent travail de Winter sur les *Perenoplis* : cet auteur voudrait confirmer les résultats de Schaudinn ; mais on s'aperçoit bien à sa description qu'il n'a rien trouvé de démonstratif (1) : « Bei heranreifendenden Agamonten runden sich zu Zeiten der Ruhe auch in den Centralkammern die Kerne mehr ab und zeigen den Werdegang der multiplen Kernvermehrung in primitiver Form (vgl. auch Taf. II, fig. 16). » Nous avons vainement consulté cette fig. 16, sans y trouver trace d'une division multiple des noyaux ; peut-être existe-t-il des fragmentations analogues à celles que l'on trouve dans les cellules âgées de *Chara*, et encore la chose manque de preuves.

Les Radiolaires ne fournissent pas d'arguments plus convaincants en faveur de l'existence d'une division multiple des noyaux. En consultant le récent travail de Moroff et Stiasny sur l'*Acanthometron pellucidum*, on voit qu'au moment de la formation des zoospores, les noyaux se divisent rapidement par amitose. « Es macht den Eindruch, als ob diese Kerne auf einmal in drei oder vier Stucke zerfallen konnten (2). » Mais il est trop évident que ce n'est pas sur une simple impression qu'on peut admettre une exception de cette nature.

La division multiple du noyau décrite par Jollos chez l'*Adelea ovata* nous semble aussi problématique (3).

Il ressort suffisamment de ce qui précède que nous sommes nettement opposé aux conceptions nouvelles sur le noyau des Protozoaires, bien qu'elles aient pour partisans

(1) F.-W. Winter : *Zur Kenntnis der Thalamophoren* (Archiv. f. Protist., Bd. X, 1907, p. 95-96).

(2) Moroff und Stiasny : *Uber Bau und Entw. von Acanthometron pellucidum* (Archiv. f. Protist., Bd. XVI, 1909, p. 226).

(3) Jollos : *Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata* (Arch. f. Protist., Bd. XV, 1909, p. 249).

des savants éminents suivis par de nombreux disciples.

Le noyau, selon nous, a peut-être une origine aussi ancienne que l'élément cellulaire lui-même, et si l'on admet que toutes les cellules proviennent d'une cellule primitive, il nous paraît vraisemblable que tous les noyaux dérivent aussi du noyau primitif.

Cette manière de voir conduit à étudier et à suivre l'évolution du noyau dans ses rapports avec l'évolution même de la cellule : on se rend compte ainsi de la similitude des phénomènes de mitose chez une Amibe et chez un Métazoaire.

Il est évident que ces idées ne sont pas compatibles avec le *mode de formation des noyaux aux dépens d'un chromidium.* Nos observations ont montré que cette théorie était certainement fausse en ce qui concerne les exemples qui ont servi de base à cette théorie, c'est-à-dire les Arcelles et les Amibes ; il n'est pas douteux qu'en étudiant les Foraminifères avec plus de soin, on arrive aux mêmes conclusions.

Si nous n'admettons pas la génération spontanée des noyaux, nous n'admettons pas davantage la production des chromidies par une *sorte de bourgeonnement du noyau au sens d'Hartmann.* Les chromidies ne sont pour nous qu'un simple dépôt de chromatine, le plus souvent transitoire, qui se fait dans le protoplasma ; ces chromidies n'ont pas d'individualité ; nous ne croyons pas que la chromatine sorte du noyau à l'état figuré en brisant la membrane nucléaire, sauf le cas de dégénérescence ; ce mode de formation, s'il existe, ne doit être qu'une exception.

Nous faisons, d'autre part, les plus extrêmes réserves en ce qui concerne l'*existence d'une division multiple du noyau chez les Protozoaires* : on devra reprendre, avec de nouvelles idées directrices, l'étude histologique des Foraminifères et des Radiolaires.

Si, comme nous le pensons, le noyau a une véritable individualité qui se transmet à travers toutes les générations, depuis le noyau souche ancestral, il est nécessaire de reje-

ter l'emploi d'une terminologie peu en rapport avec ce caractère du noyau.

Aussi avons-nous évité avec soin de désigner le corpuscule chromatique central du noyau sous le nom de caryosome, bien que cette expression soit d'usage courant en Allemagne, et qu'elle commence à être employée fréquemment en France.

L'emploi du terme caryosome semble impliquer toute une théorie de l'élément nucléaire à laquelle nous ne saurions souscrire, et qui se trouve développée par Hartmann et Prowazek (1).

Ainsi le caryosome, d'après ces auteurs, est un second noyau qui se trouve logé à l'intérieur du premier : le noyau double ainsi constitué est un amphicaryon ; le caryosome peut en sortir pour donner un blépharoplaste ; ce blépharoplaste, chez les Trypanosomes, possède des chromosomes, et il se divise lui-même selon le mode indirect.

Il y aurait chez les nombreux Protozoaires qui possèdent un caryosome deux noyaux emboîtés l'un dans l'autre et constituant un amphicaryon : ce que nous appelons nucléole doit être considéré comme un second noyau, se divisant de façon indépendante, possédant parfois une membrane et un corpuscule central ou centriole ; ce caryosome est le noyau cinétique des Protozoaires ; il est comparable au centrosome des Métazoaires.

Nous sommes un adversaire convaincu de la théorie du noyau double chez les Protozoaires ; nos observations ne permettent pas d'attribuer au nucléole, désigné sous le nom de caryosome, les propriétés qu'on lui attribue.

Le nucléole des Protozoaires a la même valeur que celui qui existe dans le noyau des Champignons. Prenons la division indirecte de l'*Amœba Gleichenii* par exemple : le nucléole

(1) Hartmann et Prowazek : *Blepharoplast, Caryosom und Centrosom* (Arch. f. Protistenkunde, Bd. X, 1907, p. 306).

se dissout complètement pendant la mitose pour apparaître de nouveau à l'anaphase ; dans l'*Amœba limax*, au contraire, le nucléole, après avoir donné une partie de sa chromatine, conserve sa forme générale et se divise en deux.

Dans la théorie précédente, on serait conduit à dire que le noyau de l'*Amœba Gleichenii* est un noyau simple, alors que le noyau de l'*Amœba limax* serait un noyau double, un amphicaryon ; la conclusion serait évidemment absurde. Et comme les cas où le nucléole se dissout complètement pendant la mitose sont fort nombreux chez les Protozoaires, chez les Protophytes, Chlamydomonadinées, Volvocinées, Algues diverses, etc., il ne faut pas songer à assimiler le nucléole à un élément ayant toutes les propriétés d'un second noyau logé à l'intérieur du premier : *il est donc nécessaire à notre avis de rejeter l'expression de caryosome, qui implique une erreur d'interprétation.*

Comparons maintenant la division du noyau de l'*Amœba limax* à la mitose des noyaux chez les Arcelles : il est impossible de ne pas être frappé par la ressemblance presque absolue des divers stades ; or, tandis que le nucléole de l'*Amœba limax* se divise en deux pour former les calottes polaires, celui du noyau des Arcelles se comporte différemment ; la substance nucléolaire se dissout, se répand dans le nucléoplasme pour s'accumuler ensuite aux deux pôles : ce nucléole des Arcelles n'a pas, incontestablement, les propriétés d'un second noyau, et cependant l'assimilation avec le prétendu caryosome de l'*Amœba limax* s'impose.

Il ne suffit pas de faire la critique d'une théorie, il faut encore prendre position et essayer de concilier les faits d'observation avec l'opinion d'un élément nucléaire unique, n'ayant évolué que dans des limites restreintes.

Le noyau comprend, nous l'avons dit, une membrane nucléaire, du nucléoplasme, un ou plusieurs nucléoles.

Dans le cas où le spirème, avec ses chromospires ou ses chromosomes, est contenu dans le nucléoplasme, les diverses

manières d'être du nucléole au moment de la division s'expliquent facilement.

Ce nucléole abandonne tout ou partie de sa substance au fuseau et aux chromosomes qui deviennent plus chromatiques et s'aperçoivent mieux qu'auparavant.

Fréquemment, c'est tout le nucléole qui disparaît ainsi et, pour nous borner aux Protozoaires, aux Protophytes et aux Champignons, nous pouvons citer l'*Amœba Gleichenii*, de nombreux Flagellés à mitose typique, le *Chilomonas Paramœcium*, le *Polytoma uvella*, les Chlamydomonadinées, les Péronosporées, les Ascomycètes, etc., etc.

Si le nucléole persiste pendant la division, il se divise simplement en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre, comme chez les Eugléniens.

La disparition ou la présence du nucléole pendant la division nucléaire est un phénomène comparable, selon nous, à la disparition ou à la présence du pyrénoïde dans la bipartition du chromatophore ; il n'y a pas lieu d'employer un nom différent pour ce corpuscule, selon qu'il est permanent ou d'existence transitoire.

La seule objection vient de ce que chez quelques espèces, le nucléole occupe un volume considérable dans le noyau : il semble alors que ce soit le nucléole qui fournisse les chromosomes ; l'autre partie du nucléole conserve son individualité dans la mitose et se sépare en deux parties (*Amœba limax*) pour donner les calottes polaires.

La difficulté n'est qu'apparente ; en effet, si nous ignorons exactement sous quelle forme les chromosomes se trouvent dans le noyau de l'Amibe à l'état de repos, nous savons du moins que ces chromosomes sont très petits et très probablement achromatiques. Rien n'empêche qu'à cet état ils se trouvent dans le nucléoplasme. La chose paraît même presque certaine, lorsqu'on s'adresse au *Bodo caudatus*, qui présente les mêmes phénomènes : l'amas chromatique qui fournit les chromosomes apparaît dans le nucléoplasme.

S'il en est ainsi, nous rentrons dans le cas précédent où le nucléole, tout en conservant son individualité, abandonne une partie de sa substance chromatique en faveur des chromosomes.

Alors même que les chromosomes seraient parfois réellement inclus dans le nucléole, il n'y aurait pas lieu, selon nous, d'adopter l'expression de caryosome, puisque ces chromosomes n'appartiennent pas à un second noyau ; ils ne font pas double emploi ; le nucléoplasme n'en renferme pas une seconde série.

Les nucléoles de l'*Actinosphærium* renferment, selon R. Hertwig, deux substances, l'une qui est la substance nucléolaire et qui est identique à celle que l'on trouve dans les nucléoles des tissus animaux ; la seconde est la chromatine. Schaudinn distingue également dans le caryosome du *Coccidium Schubergi*, à côté de la chromatine, une substance peu colorable et qu'il identifie avec la plastine. Le nucléole de l'*Amœba limax* et celui du *Bodo caudatus* contiennent aussi deux substances différentes par leur réaction vis-à-vis des colorations doubles au picro-carmin et à l'hématoxyline ; dans les calottes polaires, alors que le nucléole a abandonné sa chromatine aux chromosomes, la teinte est peu accentuée et se rapproche du rose.

Nous manquons de données générales sur la composition exacte du nucléole et sur le rôle des diverses substances qu'il peut renfermer.

Par ses relations avec l'appareil locomoteur, le noyau se présente comme un réservoir de kinoplasme, et il est probable que ce kinoplasme s'accumule dans le nucléole avant de trouver son emploi dans les mitoses ou ailleurs ; de là est venue cette idée de considérer le nucléole comme un noyau cinétique.

De ce que la cellule renferme du kinoplasme et du trophoplasme au sens de Strasburger, il ne s'ensuit pas que la cellule soit double : *on peut dire exactement la même chose en ce qui concerne les noyaux.*

C) *La sexualité générale.*

La théorie de la génération spontanée des noyaux ébranlait non seulement les principes les mieux établis de l'histologie cellulaire, mais elle bouleversait encore toutes les notions si péniblement acquises au sujet de la sexualité.

La production de noyaux par les chromidies rendait, en effet, assez vraisemblable l'existence dans les cellules de deux sortes de chromatine, correspondantes à deux sortes de noyaux ; l'une servant aux échanges cellulaires, n'ayant que des fonctions végétatives, représentait le *macronucleus* des Infusoires et les somatochromidies analogues à celles de l'*Actinosphærium* ; l'autre était une chromatine sexuelle renfermée dans les gamétochromidies et dans les noyaux sexuels, et elle correspondait au micronucleus des Infusoires.

Le dualisme des noyaux de la cellule des Protozoaires était une idée chère à Schaudinn, qui l'avait exprimée dès l'année 1903 : les différents mémoires publiés depuis sur les chromidies des organismes inférieurs semblaient devoir apporter une confirmation éclatante à cette théorie, et Richard Goldschmidt n'hésitait pas à vouloir l'étendre à la cellule des Métazoaires (1).

On va essayer de trouver dans ce dualisme des noyaux une explication de la sexualité générale : Schaudinn, en 1905, utilisant les nouveaux résultats qu'il avait obtenus dans ses recherches sur les organismes inférieurs, pose les fondements de sa théorie (2).

Déjà Butschli, de 1887 à 1889, avait émis quelques idées qui se rapprochent, jusqu'à un certain point, de celles de Schaudinn, dans l'explication des phénomènes sexuels (3).

(1) R. Goldschmit : *Loc. cit.*, p. 143.

(2) Schaudinn : *Die Befruchtung der Protozoen* (Verh. deutsch. zool. Ges., 1905).

(3) Butschli : *Protozoa, III. Ciliata* (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs).

Ainsi Butschli admet qu'un noyau qui se divise ne donne jamais deux noyaux exactement comparables ; à la suite des bipartitions, l'inégalité s'accentue, et les dernières générations sont constituées par des noyaux très différents. L'inégalité des noyaux consiste surtout en une proportion variable pour chacun d'eux de chromatine et de plastine ; il y a des individus ou des cellules dont les noyaux sont riches en chromatine, alors que chez d'autres la plastine domine. La fusion de ces noyaux différents rétablit l'équilibre normal.

Cette différence dans les noyaux aurait aussi comme conséquence des différences sexuelles ; la prédominance de l'achromatine serait un excitant de la division, et aurait pour conséquence la production d'individus mâles, alors que celle de la chromatine entraînerait la formation de réserves : d'où le caractère femelle des cellules.

Schaudinn, lui, prend comme point de départ ses recherches sur les Trypanosomes, et en particulier sur l'*Hæmoproteus noctuæ*. Il admet que cet organisme possède deux noyaux : un noyau locomoteur, constitué par le blépharoplaste, et un noyau principal qui remplit les fonctions trophiques ou végétatives ; il existe dans cette espèce des formes indifférentes, des formes mâles et des formes femelles ; les formes indifférentes en se multipliant, peuvent reproduire les trois sortes d'individus. Il en est de même des formes femelles ou « macrogamétocytes », après qu'elles se sont fécondées elles-mêmes par un procédé tout spécial de parthénogamie ; les formes femelles sont caractérisées par la prédominance du noyau végétatif ; les formes mâles par la prédominance du blépharoplaste ou noyau locomoteur. La reproduction sexuelle est une oogamie typique par la fusion des noyaux de type extrême ; la différence nucléaire se trouve effacée : c'est en cela que consiste, d'après Schaudinn, la signification de la fécondation (1).

(1) Consulter Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Protistenk., Bd. XIV, 1909, p. 323).

Il existe une grande ressemblance, ainsi que le constate Hartmann, entre la théorie de Butschli et celle de Schaudinn. D'après ces hypothèses, chaque cellule, en principe, est hermaphrodite ; par prédominance d'une substance ou de l'élément qui la représente, elle prend les caractères mâle ou femelle. La distinction en éléments mâles et éléments femelles n'est cependant que relative, puisque le caractère hermaphrodite n'est jamais complètement effacé : ainsi s'expliquerait par ce dernier point l'existence de la parthénogamie et de la parthénogénèse.

Cette théorie, suivant Hartmann, est la seule qui puisse expliquer d'une manière satisfaisante la fécondation, et la seule qui ne soit pas en contradiction avec les recherches récentes sur la sexualité.

Hartmann cherche les preuves de l'exactitude de cette théorie : 1° dans le dualisme des noyaux chez les Protozoaires, et par extension chez les Métazoaires ; 2° dans le dualisme des éléments reproducteurs et l'existence de formes indifférentes.

En ce qui concerne le premier point, il me paraît impossible, malgré l'effort considérable qui a été fait en ce sens, d'admettre que la cellule des Protozoaires puisse être considérée comme une cellule binucléée : nous en avons déjà dit ailleurs les raisons.

Hartmann lui-même, en réservant le nom de *Binucleata* aux Trypanosomes et aux Haemosporidies dans son système des Protozoaires, reconnaît implicitement le fait.

On sait déjà que le point de départ de ce mouvement en faveur du double noyau des Protozoaires se trouve dans les premières recherches de Schaudinn sur les Trypanosomes : chez ces êtres, la cellule contiendrait un noyau locomoteur représenté par le blépharoplaste et un noyau ordinaire.

Nous sommes absolument persuadé, bien que n'ayant fait aucune recherche personnelle sur les Trypanosomes et les

Haemosporidies, que les différents auteurs qui ont admis le dualisme du noyau de ces êtres se sont trompés ; quand ils ont cru, comme Rosenbusch (1), voir le noyau locomoteur se diviser par mitose, ils se trouvaient sans doute, soit en face d'un second noyau normal, comme il en existe chez les Diplozoaires, soit plutôt d'un second noyau analogue à celui qui persiste chez certains Flagellés, comme les *Anthophysa* et les *Monas*. Ce second noyau, ainsi que le démontrent nos observations, est utilisé dans les phénomènes d'autogamie, mais il n'a rien à voir avec le blépharoplaste.

Malheureusement, cette erreur relative à la structure des Trypanosomes a eu des suites graves : c'est ainsi que, pour arriver à établir le dualisme des noyaux dans la cellule, Prowazek et Hartmann n'ont pas hésité à considérer comme homologues le blépharoplaste des Trypanosomes, le caryosome ou nucléole de certains Protozoaires et le centrosome des Métazoaires.

Il y a là, nous n'hésitons pas à l'affirmer, une confusion des plus regrettables.

Le centrosome se trouve ainsi élevé à la dignité d'élément nucléaire qu'il usurpe incontestablement ; la cellule possède deux noyaux qui sont représentés par le noyau ordinaire, auquel on adjoint, selon les circonstances, tantôt le blépharoplaste, tantôt le nucléole, tantôt enfin le centrosome.

Dans ces conditions, ce n'est plus seulement sept ou huit genres qu'il faudrait réunir sous le nom de *Binucleata*, c'est l'ensemble des êtres vivants, plantes et animaux.

Hartmann, à notre avis, ne tient pas compte suffisamment des faits les mieux établis en ce qui concerne la sexualité lorsqu'il écrit : « Die Doppelkernigkeit, resp. der Dualismus des einheitlichen Kernes in lokomotorischen (mannlichen) und trophischen (weiblichen) Kermanteil, die Grundlage

(1) Rosenbusch : *Trypanosomen Studien* (Arch. f. Protistenk., Bd. XV, 1909, p. 264).

der Schaudinn'schen Auffassung scheint hiermit wohl fundiert (1). »

Si nous prenons les Chlamydomonadinées, par exemple, où aucune erreur à cet égard ne peut être faite, on voit que chaque gamète ne contient qu'un noyau ; il ne viendra à l'idée de personne d'assimiler le blépharoplaste à un second noyau (2).

On pourrait multiplier les exemples de ce genre, en s'adressant soit aux groupes des Algues, soit au groupe des Champignons, sans parler des Phanérogames, où il ne saurait être question pour la cellule d'un dualisme des noyaux, puisqu'il n'existe même pas de centrosome.

Nous sommes assez surpris de voir qu'on cherche à trouver une confirmation des idées de Schaudinn dans la fécondation des Métazoaires au sens de Boveri.

Voici comment Hartmann s'exprime à ce sujet : « Dadurch, kann aber die Schaudinn'sche Auffassung der Sexualitat und Befruchtung ohne weiteres auf die Metazoenbefruchtung ausgedehnt werden. Bei Metazoen ist die Differenzierung am weitesten getrieben, indem beim Ei das Centrosom (lokomotorischer mannlicher Kern) ganz ruckgebildet oder latent ist und bei der Befruchtung nur das stark entwickelte Spermacentrosom in Funktion tritt (Boveri). Die Boveri (1902) Auffassung der Befruchtung resp. Entwicklungserregung des Metazoeneies, wonach dieselbe durch das vom Spermatozoon eingefuhrte active Spermacentrosom ausgelost wird, steht somit nach der von uns durchgeführten Homologisierung von Centrosom und Blepharoplast resp. Caryosom mit der Schaudinn'schen Auffassung in volkommener Ubereinstimmung. Die mit der sexuellen Differenzierung Hand in Hand gehende Ruckbildung des Centrosoms und die starke Ausbildung des trophischen Kerns im Ei, sowie das

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 326.

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (le Botaniste, 6e série).

umgekehrte Verhalten in der Spermazelle, hinge demnach doch schon mit dem eigentlichen Wesen der Befruchtung zusammen (1). »

Nous ferons simplement remarquer que le rôle du centrosome, dans la fécondation des Métazoaires, au sens de Boveri, est fort contesté, et qu'il est mis en défaut par de nombreuses observations.

De l'ensemble des observations les plus sérieuses sur la structure de la cellule, soit chez les Protozoaires et les Protophytes, soit chez les Métazoaires et les Métaphytes, il résulte que le noyau est une individualité bien caractérisée.

Nous avons montré le peu de valeur des arguments que la théorie des chromidies apporte à l'encontre de cette individualité ; les arguments qui sont fournis en faveur de l'existence d'une seconde individualité nucléaire ne sont pas plus probants, et il serait tout à fait téméraire de vouloir fonder sur une base aussi fragile une théorie de la sexualité.

Schaudinn et les auteurs qui l'ont suivi ne semblent pas avoir eu connaissance de notre théorie de la sexualité. On ne saurait leur en faire de reproche, étant données les difficultés actuelles de la documentation bibliographique.

Comme le mémoire actuel est destiné pour une part aux zoologistes, nous croyons utile de reproduire les grandes lignes de cette théorie, en montrant qu'elle s'adapte parfaitement à toutes les découvertes de ces dernières années sur la reproduction sexuelle des Protozoaires.

THÉORIE DE LA SEXUALITÉ

La méthode que nous avons suivie consiste à ne parler de la reproduction sexuelle chez les êtres supérieurs qu'après avoir assisté à la naissance de cette fonction chez les Proto-

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 326.

phytes et les Protozoaires (1); nous avons essayé d'établir ce qu'on pourrait appeler la phylogénie de la sexualité ; c'est le seul moyen, à notre avis, de pouvoir interpréter correctement la signification de ce mode de reproduction et les résultats qu'il a donnés en évolution. On sera surpris de voir combien ce procédé, si simple en apparence et si naturel, apporte de modifications aux idées classiques, et quelle lumière il jette sur les points les plus controversés et les plus obscurs de la génération.

Nous débuterons par quelques notions élémentaires sur la cellule et ses fonctions, sur les organismes inférieurs et leur développement : le lecteur s'apercevra bien vite que ces choses ont un rapport direct avec la sexualité elle-même, et permettent de la comprendre.

I

La cellule est une petite masse de protoplasma vivant, accompagnée d'un noyau ; les organismes inférieurs sont constitués par une seule cellule ; les organismes supérieurs comprennent un très grand nombre de cellules : les Amibes nous fournissent un très bon exemple de cellules isolées constituant chacune un individu.

Dans le protoplasma de l'Amibe (fig. 1) se trouve un corpuscule ordinairement sphérique qui est le *noyau* : ce noyau est *nécessaire* à la vie de la cellule ; sans lui l'Amibe meurt au bout d'un temps variable, mais en général assez court.

On le montre par deux procédés : l'un, désigné sous le nom de *mérotomie*, consiste à sectionner une Amibe ou un autre Protozoaire en plusieurs fragments ; le fragment nucléé continue de vivre ; les autres, dépourvus de noyau, meurent bientôt.

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (le Botaniste, 6e série). — *Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle* le (Botaniste, 7e série). — *Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (Id.). — *Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique* (le Botaniste, 3e série).

Le second procédé consiste à faire manger le noyau de la cellule par un parasite nucléaire ; le protoplasma ainsi énucléé (fig. 1, I) cesse au bout de quelque temps d'assimiler et il se détruit : c'est ce que nous avons appelé la *karyophagie* (1) ou la nucléophagie.

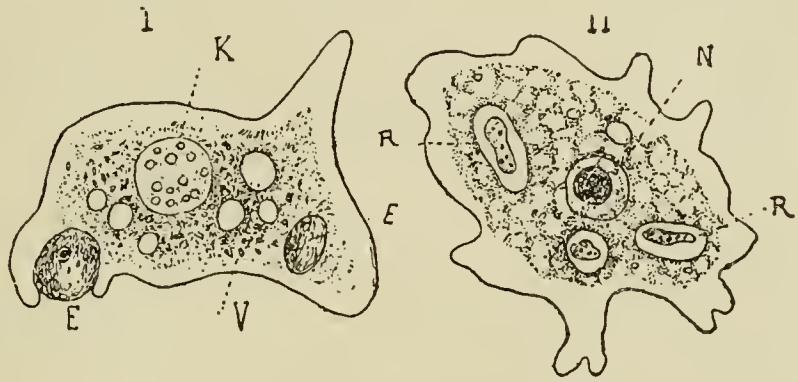


Fig. 1. — *Amœba verrucosa.* — I, Amibe ingérant une Euglène E ; K, parasite nucléophage à protoplasma vacuolaire ayant remplacé le noyau ; V, vacuole ; II, individu dont le noyau N est encore intact ; résidus de la digestion.

Le noyau joue donc dans la cellule un rôle qui, pour n'être pas encore entièrement élucidé, se montre nécessaire à l'exercice de sa vie.

On n'a pas lieu d'en être étonné quand on constate avec quel luxe de précautions le noyau répartit sa substance entre les deux moitiés, au moment de sa division.

Ce noyau renferme à son intérieur un cordon chromatique enroulé sur lui-même : c'est le spirème ; ce cordon est formé par une quantité considérable de petits disques chromatiques qui sont les chromomères. Quand le noyau se divise, il subit à la fois une *segmentation* et un *dédoublement*. La segmentation donne naissance à des *chromosomes*, au nombre de deux, quatre, huit ou davantage ; ce nombre est constant pour les cellules d'une espèce déterminée.

Le dédoublement du spirème qui peut précéder ou suivre

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau* (le Botaniste, 4e série).

la segmentation en chromosomes donne évidemment deux moitiés contenant le même nombre de disques chromatiques, c'est-à-dire de chromomères.

Lors de la division de la cellule, chacune de ces moitiés va à l'une des cellules-filles ; celles-ci renferment donc le même nombre de chromomères que la cellule qui leur a donné naissance.

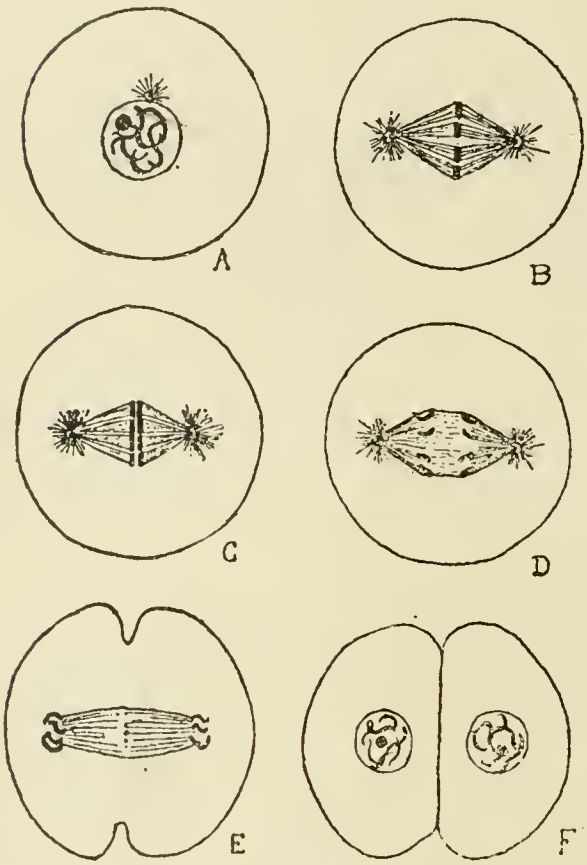


Fig. 2. — Schéma de la division nucléaire dans les cellules d'un organisme supérieur : A, B, C, D, E, F, stades successifs : les disques du cordon chromatique ne sont visibles qu'au stade qui précède A.

Pour que ces éléments, chromomères et chromosomes, se trouvent ainsi distribués également à chaque nouvelle division, il faut évidemment que leur rôle soit d'une grande importance, surtout si l'on considère que, pour arriver à cette distribution égale, la cellule a dû résoudre un problème extrêmement difficile.

En effet, prenons un peloton de fil représentant le spirème du noyau ; il est renfermé dans une cavité étroite qui est la cellule ; ce peloton se dédouble suivant sa longueur, et chaque moitié doit se dégager et se porter à un pôle différent. Quel enchevêtrement inextricable va se produire ?

La nature a résolu la difficulté de la manière suivante : le

fil du peloton se comporte comme un fil de caoutchouc que l'on aurait étiré et qui reprendrait sa longueur primitive ; il se raccourcit énormément et se segmente en *chromosomes* : ces chromosomes, réunis sur un plan, qui est le plan équatorial du fuseau nucléaire, se dédoublent, et chaque moitié va à un pôle différent sans qu'il y ait danger de rencontres fâcheuses : ce mode de division a reçu le nom de karyokinèse ou de mitose ; comme il en existe un autre, nous avons proposé pour celui-ci le nom de téléomitose (1).

La téléomitose est le mode de division ordinaire du noyau chez les êtres vivants, plantes ou animaux ; nous avons vu, dans ce mémoire, qu'on le rencontre aussi chez les amibes, ce qui a une importance considérable, en évolution générale.

Le soin avec lequel la cellule répartit ses chromomères et sa chromatine nucléaire à ses descendants montre que toute théorie de la reproduction sexuelle doit tenir un grand compte du noyau et de la façon dont il se comporte dans la fécondation.

II

L'importance de la fusion des noyaux sexuels n'a pas échappé à la plupart des auteurs qui se sont occupés des questions de fécondation (2).

C'est en 1855, dans un mémoire sur l'*Œdogonium*, que Pringsheim caractérisa l'acte sexuel ; ses conclusions étaient les suivantes :

1° Dans l'acte de la génération, il y a réellement mélange de la substance propre du spermatozoïde avec celle du globule encore nu renfermé dans l'organe femelle.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens*, loc. cit.

(2) Ouvrages généraux à consulter : Wilson : *The Cell in development and inheritance* ; Y. Delage : *La structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité* ; Henneguy : *Leçons sur la cellule* ; O. Hertwig : *Allgemeine Biologie*, 3e édition, Iéna, 1909.

2° La première cellule du nouvel organisme ou de la nouvelle plante ne préexiste point toute formée dans l'organe femelle ; elle est le résultat de la fécondation.

3° Les spermatozoïdes ne forment point une partie morphologiquement déterminée de la nouvelle cellule, son *nucleus* par exemple ; ils se dissolvent, perdent toute forme appréciable et n'agissent par conséquent que par leur substance propre.

4° Un seul spermatozoïde suffit à l'accomplissement de l'acte sexuel.

Le mémoire de Pringsheim permettait, dès 1855, de dire que la fécondation consiste dans le mélange de deux cellules, l'une mâle, l'autre femelle (1).

On attribue, en général, à Hertwig le mérite d'avoir reconnu en 1875 (2) la fusion qui se produit dans l'œuf entre les deux noyaux des gamètes ; cependant Hermann Fol pouvait écrire en 1877 : « Hertwig n'a pas observé la pénétration du zoosperme dans le vitellus. Il conclut à l'existence de cette pénétration pour divers motifs qui ne me paraissent pas tous également justes. Mais sa conclusion est parfaitement exacte : j'ai observé nombre de fois ce processus qui avait échappé aux recherches d'Hertwig, et je puis en conséquence fournir la preuve directe qui manquait encore, de l'origine de ce qu'il appelle le noyau spermatique (3). »

A partir de ce moment, la fusion des deux noyaux sexuels fut considérée, en général, *comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de la fécondation* : on s'efforça de démontrer son existence dans tous les cas de repro-

(1) Pringsheim : *Ueber die Befruchtung der Algen* (Monatst. der Berl., Akad., 1855).

(2) O. Hertwig : *Beitrag zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies* (Morphol. Jahrb. ; Bd. I, III, IV, 1875, 1877, 1878).

(3) Fol. H. *Sur le commencement de l'hénogénie.* (Arch. sc. phy. et nat., Genève, vol. LXXX, 1877, p. 455-456).

duction sexuelle, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; à cette étude sont plus particulièrement attachés les noms d'Hertwig, de Fol, de Boveri, de Carnoy pour les animaux et ceux de Strasburger et de Guignard en ce qui concerne les végétaux ; nous avons nous-même utilisé ce caractère dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Champignons supérieurs.

En 1883, les travaux de Van Beneden (1) marquent une nouvelle phase qui sera fertile en résultats : ce savant établit d'abord que l'inégalité entre les deux éléments sexuels n'est qu'apparente : *le noyau mâle et le noyau femelle possèdent le même nombre de chromosomes* ; les noyaux, provenant du noyau double de fécondation, reçoivent donc une égale quantité de chromatine paternelle et maternelle ; c'est à partir de cette constatation dont l'exactitude fut vérifiée par différents savants, dans un grand nombre d'exemples, que l'on songea à considérer les chromosomes comme les porteurs des qualités héréditaires ; cette théorie, formulée presque en même temps par des savants comme Hertwig, Strasburger, Kollitker et Weismann ne pouvait manquer d'être accueillie avec faveur.

Mais Van Beneden avait fait une autre constatation : il avait observé que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut que, dans la reproduction sexuelle, les noyaux en présence sont des demi-noyaux : comme conséquence, les gamètes étaient *des éléments incomplets*.

Cette admirable découverte a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs ; il a fallu essayer de généraliser cette constitution des noyaux sexuels, déterminer le moment où se produit, dans

(1) Van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archives de biologie, vol. IV, 1883).

la vie de l'être, la réduction du nombre des chromosomes, chercher la façon dont se produit cette réduction chromatique.

La théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets a été la seule invoquée jusque dans ces dernières années pour expliquer l'origine et l'existence de la sexualité ; celle-ci n'avait d'autre raison d'être que de restituer au nouvel organisme sa structure normale, que de rendre au noyau son nombre spécifique de chromosomes : *la fécondation se présentait ainsi comme une conséquence directe et nécessaire de la réduction chromatique.*

En réalité, on reculait la difficulté sans la résoudre, car il aurait été nécessaire de remonter aux causes qui déterminent lors de la formation des gamètes une diminution de moitié dans le nombre des chromosomes : cette théorie ne pouvait d'ailleurs fournir aucune explication plausible de la parthénogenèse.

Toutes ces objections nous avaient frappé profondément lorsque, en 1899, nous constatâmes, au cours de nos recherches sur les Chlamydomonadinées, que le nombre des chromosomes se maintenait constant chez les cellules végétatives et chez les gamètes (1) ; il en résultait, contrairement à l'opinion de Van Beneden, adoptée par la grande majorité des naturalistes, que les *noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à* n *chromosomes, alors que le noyau sexuel de l'œuf est un noyau double à 2* n *chromosomes.*

Nous pouvions alors expliquer les divers cas qui pouvaient se présenter : *si la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, tout le développement de l'espèce se fait, comme chez le Chlorogonium, avec le même nombre de chromosomes qui est le nombre primitif : si la réduction chro-*

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées et Théorie de la sexualité* (le Botaniste, VIe série).

matique est retardée, si le noyau double sexuel se transmet dans les cellules qui proviennent de la segmentation de l'œuf, il se produit un état secondaire dû à la sexualité ; l'organisme possède des noyaux doubles ; au moment de la réduction chromatique, ce sont ces noyaux qui reviennent à la structure primaire, ancestrale ; les noyaux des gamètes ne sont pas des demi-noyaux ; ce sont des noyaux ordinaires, et le noyau qui provient de leur fusion est un noyau double.

Cette nouvelle conception de la sexualité va permettre de se rendre compte de l'origine de la fonction, de reconnaître les causes qui ont provoqué son apparition, de constater son influence prépondérante dans la détermination des cycles si variés du développement chez les êtres vivants ; les phénomènes de parthénogenèse reçoivent leur explication naturelle et la réduction chromatique s'explique simplement par l'impossibilité d'un doublement des chromosomes à chaque génération.

Pour qu'une autre théorie puisse être opposée à celle-ci, il faudrait qu'elle puisse répondre avec le même succès à toutes ces questions ; ce n'est certainement pas *le cas de la théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets* ; à plus forte raison, croyons-nous devoir écarter la *théorie des gamètes considérés comme des éléments morts*, alors même qu'elle est soutenue par un homme de très grand talent, Le Dantec. La *théorie du dualisme des noyaux*, mise en avant par Schaudinn, soutenue et développée par Hartmann et son école, ne me paraît pas devoir être assurée d'un meilleur avenir, car, ainsi que nous l'avons montré précédemment, elle repose sur une idée inexacte de la structure cellulaire.

III

L'origine de la reproduction sexuelle se rattache aux phénomènes de nutrition ; nous avons longuement développé

cette idée, il y a quelques années (1) ; nous nous bornerons ici à quelques considérations générales.

La cellule se nourrit ; l'Amibe va nous renseigner sur ce que peut être la nutrition dans un organisme inférieur.

Lorsque l'Amibe, en progressant, rencontre une particule alimentaire, granule d'amidon ou algue microscopique, elle relève ses bords en coupe tout autour et finit par l'englober complètement ; l'aliment se trouve contenu dans une sorte de vacuole digestive à l'intérieur de laquelle il subira une digestion ; l'Amibe renferme ainsi un plus ou moins grand nombre de ces vacuoles. Le résidu de la digestion sera expulsé au dehors, procédé qui reproduit en sens inverse les diverses phases de l'ingestion.

Par la *nutrition*, l'Amibe non seulement répare l'usure du protoplasma résultant de l'exercice des fonctions vitales, mais elle augmente du même coup sa masse ; cette augmentation a pour effet une multiplication de la cellule : *l'être va se reproduire.*

La nécessité de la reproduction est tirée de ce fait que la nutrition devient de plus en plus difficile à mesure que le volume augmente (2) ; on observe alors une bipartition du corps accompagnée généralement d'une division du noyau.

L'origine première et lointaine de la *reproduction asexuelle* et de la *reproduction sexuelle* se trouve dans cette *bipartition du corps* de l'Amibe, et cette bipartition elle-même est une *conséquence directe de la nutrition.*

Chez les organismes inférieurs voisins de l'Amibe, nous rencontrons un autre phénomène inverse de la fonction de

(1) P.-A. Dangeard : *Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique* (le Botaniste, VIIIe série, 1902, p. 59).

(2) Spencer a insisté sur ce fait que la surface d'un organisme croît comme le carré de ses dimensions, alors que le volume augmente proportionnellement au cube ; voir l'application que nous en avons faite : L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante (le Botaniste, VIe série).

reproduction et comme elle cependant étroitement lié à la nutrition.

Lorsque la nutrition est difficile ou insuffisante, il arrive fréquemment que deux individus ou plusieurs se réunissent en un seul : le fait d'être affamés amène chez eux une attraction réciproque qui provoque leur réunion ; c'est ce qu'on observe chez les Vampyrelles, les Myxomycètes, etc. Lorsqu'une Vampyrelle s'attaque à un autre Protozoaire, les deux protoplasmas n'étant pas complètement identiques, il subsiste, après digestion, un résidu ; si, au contraire, une Vampyrelle en englobe une autre de son espèce, la fusion ne donne lieu à aucun résidu, car les deux protoplasmas sont semblables. Dans les deux cas, il y a une action analogue, provoquée par les mêmes besoins, un phénomène de nutrition : la première avec résidus est une *hétérophagie* ; la seconde est une *autophagie*.

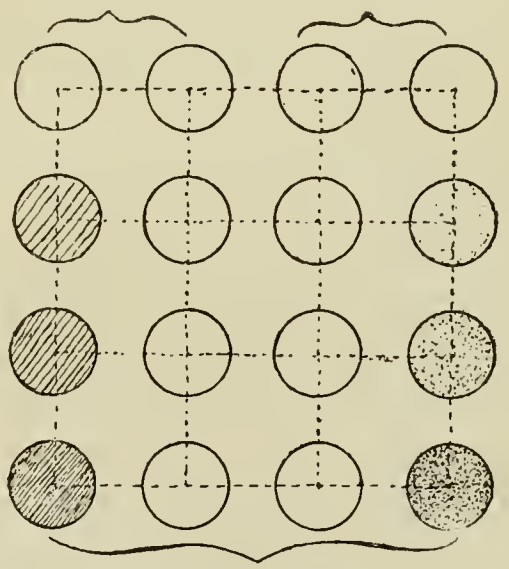


Fig. 3. — Schéma montrant comment l'hétérophagie a pris naissance aux dépens de l'autophagie primitive qui s'effectuait entre cellules semblables et qui s'est continuée entre individus d'une même espèce.

L'autophagie est primitive au même titre que l'hétérophagie ; elle doit même l'avoir précédée si l'hypothèse monogéniste, comme nous le pensons, n'est pas un leurre.

Les premières cellules se ressemblaient sans doute complètement : leur nutrition entre elles était donc une *autophagie*, si l'on fait abstraction de l'assimilation des principes minéraux qui venait compléter comme aujourd'hui la nutrition générale ; mais ces cellules ont évolué en espèces qui différaient de plus en plus les unes des autres ;

l'hétérophagie prenait naissance et se développait de plus en plus, ne laissant qu'un rôle tout à fait secondaire à l'*autophagie primitive* (fig. 3).

La Nature va se servir de cette *autophagie primitive* pour réaliser une de ses acquisitions les plus merveilleuses : en la *combinant* avec la fonction de *reproduction*, elle va donner aux plantes et aux animaux le moyen d'évoluer et de varier à volonté leur cycle de développement ; nous allons maintenant essayer de retracer les grandes lignes de cette évolution, qui n'est autre que celle de la sexualité elle-même.

IV

Pour établir celle-ci, nous devons choisir la direction qui nous conduit aux Métaphytes et aux Métazoaires ; or, incontestablement, cette direction est celle qui, partant des Amibes à téléomitose, nous conduit aux Flagellés à simple bipartition comme les *Monas*, et de là aux Flagellés à sporanges, comme le *Polytoma uvella*.

L'apparition du sporange dérive évidemment de la simple bipartition (fig. 4) ; la cellule-mère, au lieu de s'arrêter à la première division, continue à se bipartitionner jusqu'à la deuxième ou troisième division, si bien qu'elle donne naissance à 3, 8, 16 nouvelles cellules.

Cette *simple transformation* change singulièrement les *conditions de la nutrition* ; chez une *Monadinée*, une période de nutrition est intercalée entre chaque bipartition ; dans un *Polytoma*, cette même période doit suffire à la formation non plus de *deux* individus, mais d'un plus grand nombre, deux, quatre, huit ou seize (fig. 4) (1).

(1) Cette condition s'est trouvée parfois réalisée dans des espèces se multipliant par simple bipartition : elles montrent des épidémies de division, c'est-à-dire qu'elles se divisent, sans période de nutrition intercalaire ; le résultat est le même, et on observe alors soit des phénomènes d'autophagie, soit une conjugaison.

L'apparition du sporange dans la reproduction favorise la *multiplication* de l'espèce, mais elle introduit par une sorte de choc en retour une infériorité manifeste en ce qui concerne la fonction de nutrition. En admettant que l'équilibre nutritif soit réalisé avec un sporange à quatre spores (fig. 4, II), il ne le sera plus si une ou deux divisions supplémentaires se produisent (fig. 4, III); les spores, trop nombreuses, n'auront pas reçu de la cellule-mère l'*énergie suffisante* pour continuer le développement.

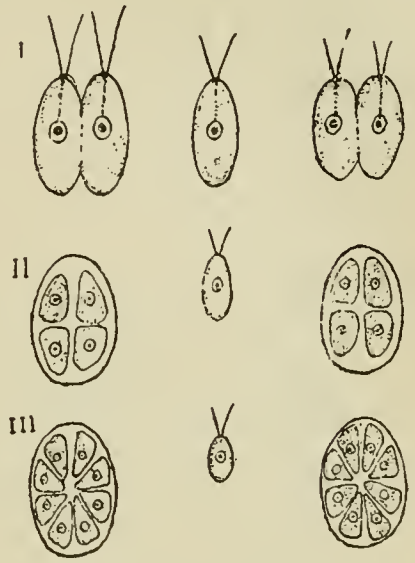


Fig. 4. — La bipartition du corps est remplacée par un sporange donnant des zoospores.

C'est alors qu'intervient avec succès l'*autophagie*; ces spores affamées s'unissent par deux, et en fusionnant leurs noyaux elles neutralisent l'effet de la dernière bipartition et retrouvent leur énergie (fig. 6).

La fonction sexuelle est née avec tous ses caractères essentiels ; *ceux-ci se conserveront maintenant chez toutes les plantes et chez tous les animaux, avec des modifications le plus souvent insignifiantes.*

Le développement d'un organisme comprend, après la naissance de cette fonction, une reproduction asexuelle avec spores ordinaires et une reproduction sexuelle avec *spores affamées* ; celles-ci copulent par deux pour former l'*œuf*; ces spores affamées ont reçu le nom de *gamètes* et le sporange dont elles proviennent est un *gamétange.*

La définition de la sexualité, qui a donné et donne encore lieu à tant de controverses, devient d'une grande simplicité : *la reproduction sexuelle est une reproduction asexuelle suivie d'autophagie.*

Cette définition renferme l'origine même de la fonction ; par la *reproduction aseruelle avec sporanges*, nous remontons à la *simple bipartition du corps* ; par l'*autophagie*, nous nous reportons à une *propriété primitive des protoplasmas*.

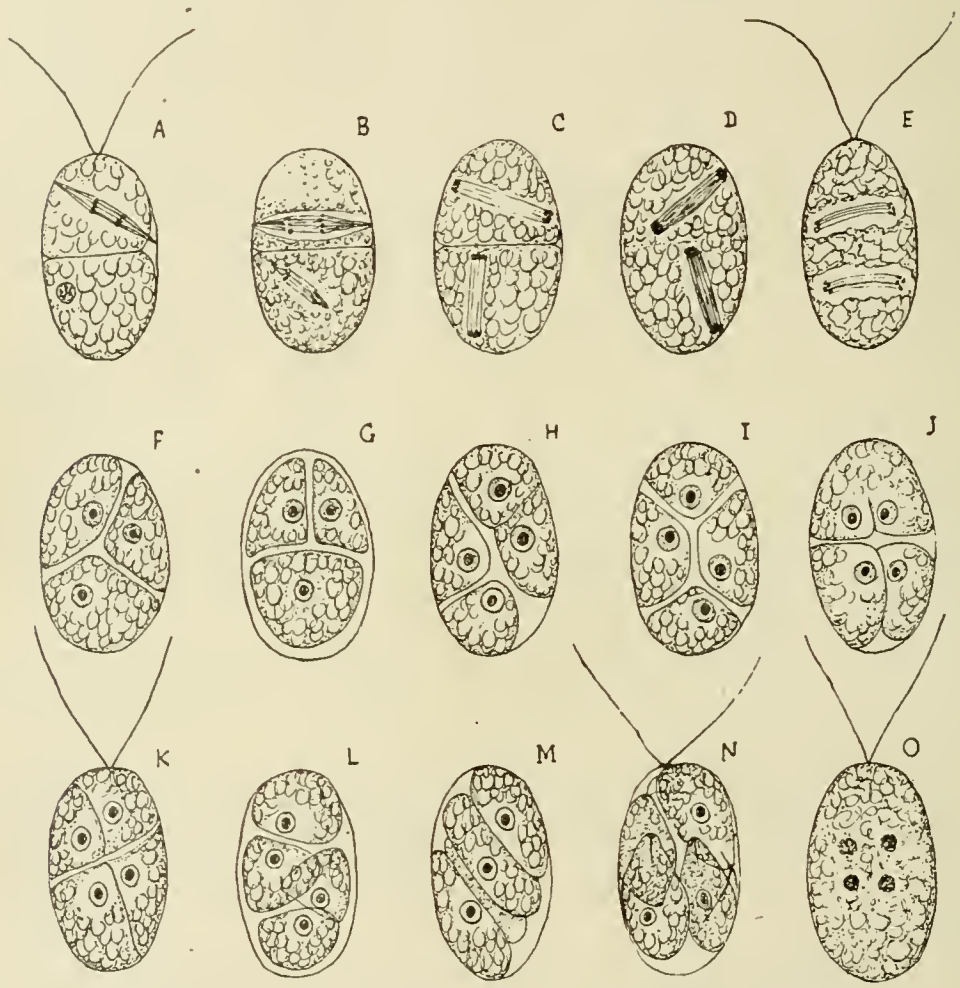


Fig. 5. — La sporulation chez le *Polytoma uvella*.

La fusion des noyaux seule représente une acquisition nouvelle, semble-t-il, puisque, dans les plasmodes provenant de l'autophagie primitive, les éléments nucléaires restent indépendants ; nous verrons plus loin l'importance qu'a prise en évolution cette fusion nucléaire d'apparence banale à ses débuts ; cette importance sera d'autant mieux comprise que nous avons vu précédemment le luxe de précautions uti-

lisé dans la téléomitose, afin d'amener dans la division une égale répartition des chromomères et des chromosomes.

L'un des premiers résultats de la sexualité est *d'allonger le cycle du développement de l'espèce.*

Nous désignerons l'individu végétatif qui se transforme en sporange ou le produit, sous le nom de *sporophyte* s'il s'agit d'une plante, de *sporozoïde* s'il s'agit d'un animal.

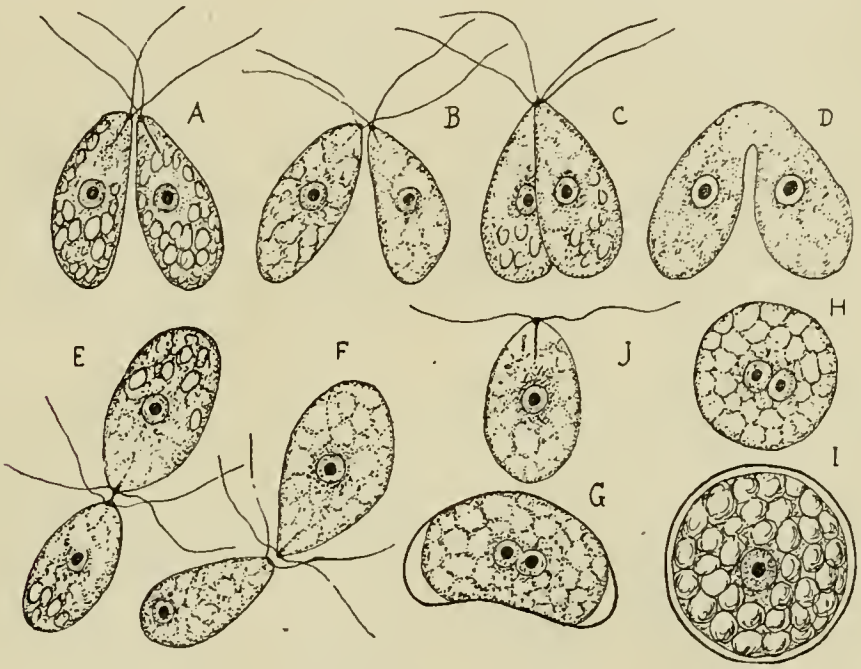


Fig. 6. — La conjugaison des gamètes chez le *Polytoma uvella.*

Nous désignerons l'individu végétatif qui se transforme en gamétange ou le produit, sous le nom de *gamétophyte* s'il s'agit d'une plante, de *gamétozoïde* s'il s'agit d'un animal.

Il y a intérêt à distinguer le sporange qui provient de la germination de l'œuf sous le nom de *sporogone*.

On a alors les deux formules générales suivantes pour le développement d'un être, selon qu'on a affaire à un animal ou à une plante :

1° Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone ;

2° Sporozoïde + Gamétozoïde + œuf + Sporogone.

Nous aurons plusieurs fois l'occasion de revenir sur ces

formules : commençons par les vérifier sur une espèce bien étudiée et bien connue dans sa structure et sa reproduction.

V

Le *Chlorogonium euchlorum* (fig. 7) n'est pas une espèce rare ; il fait partie, avec un certain nombre d'autres genres, de la famille des Chlamydomonadinées.

Le sporophyte A est une cellule allongée en fuseau avec un chloroleucite massif contenant de quatre à dix pyrénoïdes ; à côté du chloroleucite, une partie protoplasmique renferme le noyau ; deux flagellums sont insérés à l'avant sur un petit nodule chromatique ou *blépharoplaste* ; cet organe est lui-même relié au noyau par un filet qui est le *rhizoplaste*.

Ce sporophyte se transforme en un sporange C, qui donne naissance par deux bipartitions successives à *quatre* nouveaux individus qui sont des zoospores ; ces dernières D reproduisent de nouveaux sporophytes jusqu'au moment où la sexualité intervient.

Le gamétophyte E ressemble au sporophyte ; il s'en distingue cependant par le plus grand nombre de pyrénoïdes et par l'abondance de granulations métachromatiques ; quand il se transforme en gamétange, il donne naissance ordinairement à *seize* ou trente-deux gamètes G.

Ces gamètes se fusionnent par deux en donnant des *œufs*, qui germeront en nouveaux sporanges ou *sporogones*, H. I. J.

Nos observations ont montré que le *même nombre de chromosomes* se retrouvait dans les sporophytes et les gamétophytes, dans les zoospores et dans les gamètes.

Nous pouvons maintenant formuler quelques conséquences intéressantes :

1° *Les gamètes sont des éléments complets au même titre que*

les spores ; ils ne diffèrent de celles-ci que par un état comparable à la *faim*, par un *manque d'énergie ;*

2° Rien ne s'oppose à leur *développement individuel*, si on fournit à ces gamètes cette énergie qui leur manque ;

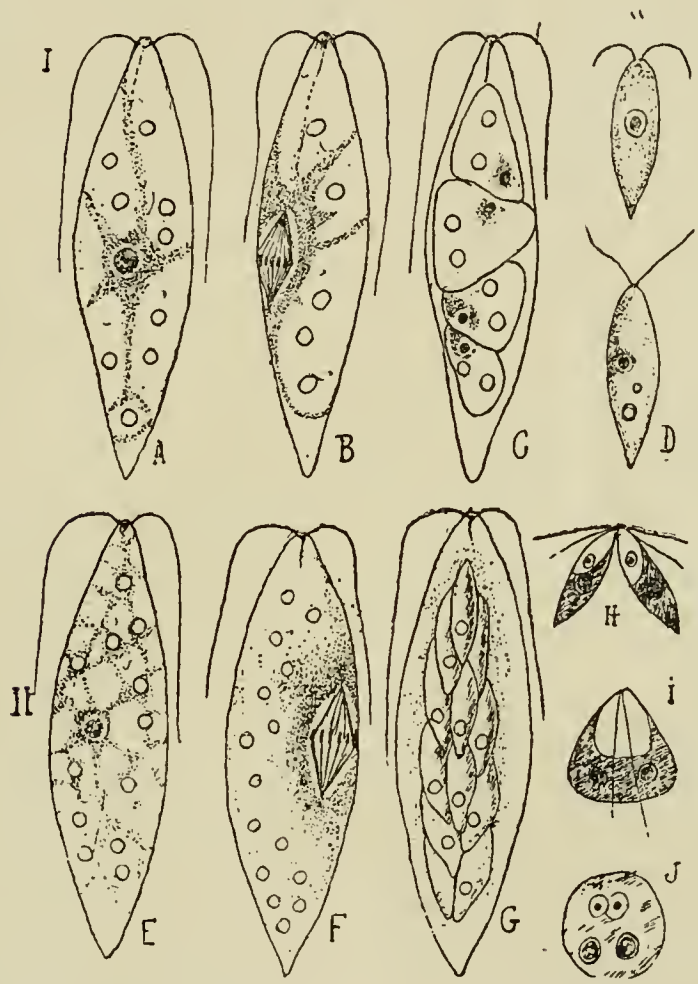


Fig. 7. — Le *Chorogonium euchlorum*. — I. Développement du sporophyte ; II. Développement du gamétophyte et formation de l'œuf.

3° *Dans la sexualité ordinaire, cette énergie est donnée par la fusion de deux gamètes en une seule cellule qui est l'œuf* ;

4° *Dans la parthénogenèse, cette énergie est fournie par un milieu nutritif approprié, une élévation de température*, etc., *expériences de Klebs*, etc. ;

5° *L'origine de la parthénogenèse et sa signification se trouvent ainsi liées à l'origine même de la sexualité ordinaire.*

Nous devons essayer maintenant d'étendre les principes précédents à tous les êtres vivants ; or nous constatons qu'en évoluant l'individu cellulaire est devenu pluricellulaire en acquérant des organes en rapport avec les nécessités de sa nutrition. Chez les plantes en particulier, le sporophyte et le gamétophyte, d'abord presque identiques, ont évolué séparément dans chaque espèce, de telle façon qu'ils ont pris souvent dans une même espèce des caractères et des habitudes très différents.

En résumé, le sporophyte unicellulaire au début (fig. 7) est devenu un individu pluricellulaire (fig. 8 S) ; il en a été de même du gamétophyte (fig. 8 G) ; chacun de *ces stades a emmagasiné séparément les effets de l'adaptation, si bien qu'ils peuvent différer beaucoup comme forme et comme propriétés dans une même espèce.*

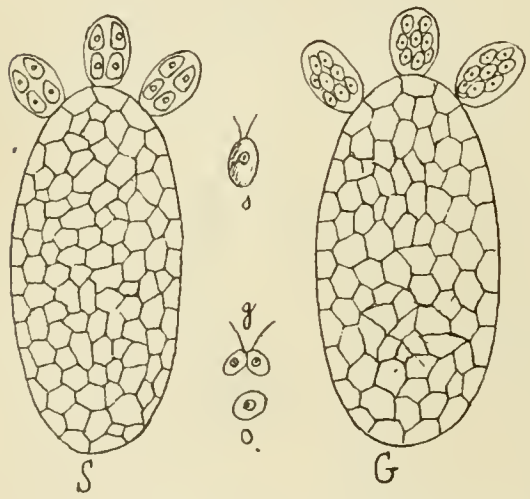


Fig. 8. — Schéma du développement d'un organisme pluricellulaire avec son sporophyte S, son gamétophyte G et la formation de l'œuf.

Les sporanges et les gamétanges ont subi également des perfectionnements ; mais on y retrouve toujours les caractères de la sporulation ; et la fécondation consiste partout et toujours dans l'union de deux gamètes avec fusion des noyaux.

Des modifications d'importance inégale ont parfois transformé plus ou moins la physionomie de ce schéma général : tout d'abord nous allons étudier ce qu'on appelle *hétérogamie*, en nous efforçant d'en dégager la cause.

VI

Dans la reproduction sexuelle, on dit qu'il y a *isogamie*, lorsque les gamètes qui copulent sont de même grosseur et de même forme : si les gamètes sont différents, nous avons affaire à l'*hétérogamie* : on distingue, en ce cas, un gamète mâle, qui porte le nom d'*anthérozoïde* chez les plantes, de *spermatozoïde* chez les animaux, et un gamète femelle, qui est l'*oosphère*.

Il est facile de comprendre comment l'inégalité entre gamètes a pu se produire : prenons deux gamétanges unicellulaires comme ceux du *Chlorogonium* ou du *Polytoma* : dans l'un la division s'arrête au stade 8, alors que dans le second elle continue jusqu'au stade 16 ou 32 (fig. 9). Si la copulation se fait entre gamètes d'un même sporange, l'œuf est formé par *isogamie* ; mais si elle se produit entre les gamètes des deux sporanges différents, nous aurons l'*hétérogamie* ; l'un des gamètes sera *deux* ou *quatre* fois plus gros que l'autre (fig. 9, I).

On voit par cet exemple comment l'*hétérogamie* a pris naissance *en même temps* que l'*isogamie ;* nous pouvons même affirmer que les deux cas se rencontraient souvent mélangés dans *une même espèce ;* les notions que nous possédons sur la famille des Chlamydomonadinées justifient pleinement cette manière de voir.

L'hétérogamie présentait, comme nous le savons (1), des avantages pour l'espèce ; aussi le phénomène n'a fait que s'accentuer, et de très bonne heure, puisque la chose existe déjà chez les Volvocinées, l'un des gamétanges a exagéré le nombre de ses divisions, alors que l'autre les réduisait au

(1) L'oosphère grosse immobile accumule des réserves nécessaires à la germination de l'œuf et à la croissance du jeune embryon ; le spermatozoïde avec son noyau n'a qu'un minimum de protoplasma et peut se déplacer rapidement à la recherche de l'oosphère.

minimum et même parfois fournissait directement le gamète femelle. Pour expliquer cette spécialisation, on peut faire intervenir la sélection naturelle qui aurait supprimé tous les gamétanges intermédiaires.

Avec les individus unicellulaires on se trouve en présence dans l'hétérogamie de trois cellules végétatives ayant un rôle différent :

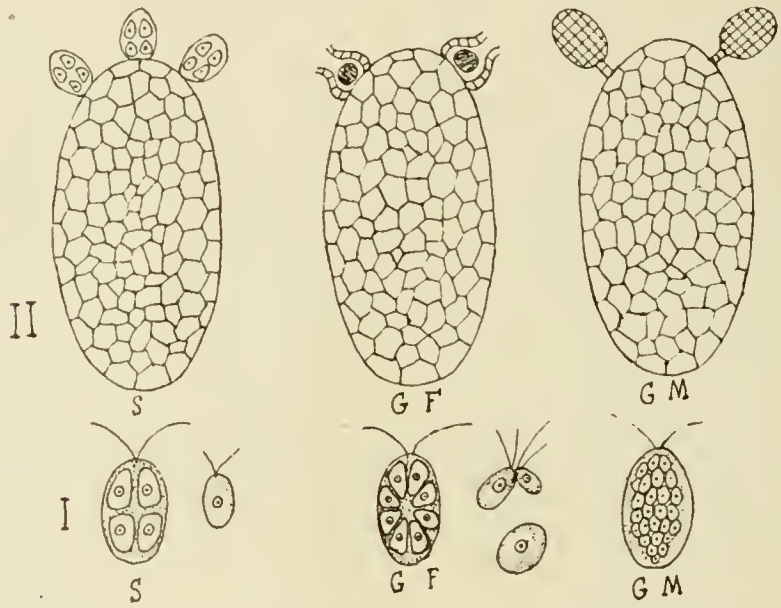


Fig. 9. — Schéma du développement du sporophyte, du gamétophyte mâle et du gamétophyte femelle unicellulaires en appareils pluricellulaires.

1° Un sporophyte S, qui fournit les spores ordinaires ;

2° Un gamétophyte mâle G. M., qui fournit les anthérozoïdes ;

3° Un gamétophyte femelle G. F., qui donne les oosphères.

Or il s'est produit, pour le gamétophyte mâle et pour le gamétophyte femelle, le phénomène que nous avons constaté déjà à propos du sporophyte et du gamétophyte isogame.

L'évolution a agi séparément sur chacun d'eux lorsqu'ils sont devenus pluricellulaires (fig. 9, II,) de sorte qu'on a eu des individus mâles G. M. et des individus femelles G. F.,

qui sont venus s'ajouter aux individus asexuels *S* ; ils peuvent différer plus ou moins selon les conditions de milieu qui ont agi sur eux ; mais les tendances qu'ils ont ainsi emmagasinées, les formes qu'ils ont prises, restent la propriété de chacun d'eux, bien qu'ils fassent partie du cycle d'une même espèce. L'indépendance est telle que l'un des individus peut, dans la lignée phylogénétique, subir une dégénérescence progressive alors que les autres manifestent un perfectionnement continu de l'organisation. Si nous en voulons la preuve, nous n'avons qu'à nous reporter plus loin au cycle des Fougères et des Phanérogames Bien entendu, la sélection naturelle a dû agir encore ici pour que la conformation des gamétophytes puisse répondre à leur fonction.

Telle est l'origine, selon nous, des mâles et des femelles : de temps en temps, les caractères *séparés* de chacun de ces individus *se mélangent*, et alors on obtient des sporogamétophytes et des gamétophytes hermaphrodites. Tout ceci s'applique aussi bien aux animaux qu'aux plantes.

Les Champignons ont modifié leur reproduction sexuelle en réalisant *l'union des gamétanges :* nous avons suivi cette évolution ailleurs dans tous ses détails (1).

VII

Pendant que l'hétérogamie se produisait très vraisemblablement de la façon que nous venons d'indiquer, aux dépens de l'isogamie, des changements internes accompagnaient nécessairement les modifications purement morphologiques.

Ainsi un gamète qui est formé à la seconde bipartition dans un gamétange conserve une plus grande proportion de trophoplasme que celui qui n'est différencié qu'à la huitième bipartition par exemple.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (le Botaniste, séries IX et X).

Ce sont ces modifications secondaires de constitution interne, résultant de l'hétérogamie, qui ont donné naissance à un certain nombre de théories relatives à la fécondation ; on est arrivé à considérer les gamètes comme des éléments incomplets.

Dans la théorie de Van Beneden, chaque gamète est une cellule incomplète, parce qu'elle ne possède que $\frac{n}{2}$ chromosomes : on ne se préoccupe pas de la nature du protoplasma ou des éléments qui l'accompagnent.

Ici, au contraire, il s'agit d'une inégale répartition, soit des centrosomes, soit du trophoplasme et du kinoplasme.

On a souvent considéré comme une explication de la sexualité la théorie que Boveri, à la suite de ses recherches sur l'*Ascaris*, formulait en 1887, de la manière suivante (1) :

L'œuf mûr possède tous les organes et toutes les qualités nécessaires pour sa segmentation, sauf le centrosome qui est l'agent actif de la division. Le spermatozoïde, de son côté, est pourvu d'un centrosome, mais il a perdu la substance sur laquelle cet élément exerce son action. L'union de l'œuf et du spermatozoïde réunit les éléments de la division cellulaire ; l'œuf fécondé contient un centrosome qui se divise et dirige la segmentation.

On sait quelle a été la vogue de cette théorie parmi les zoologistes, et cependant elle se borne à donner une explication qui peut même n'être pas exacte de la segmentation de l'œuf.

Les causes de la segmentation plus ou moins rapide d'un œuf sont celles qui règlent ou commandent la division d'une cellule quelconque : elles ne peuvent intervenir dans une définition de la sexualité, et ce qui le montre bien, c'est que l'œuf passe souvent par une longue période de vie latente avant de se cloisonner.

On a souvent discuté sur les causes qui provoquent la divi-

(1) Boveri : *Uber den Anteil des Spermatoz. an der Teilung der Eier* (Sitz. der Gesell. f. Morph. u. Phys. in Munchen, 1887). Voir aussi les mémoires publiés par le même savant dans le *Jenaische Zeitschrift* des années 1887, 1888, 1890, 1901.

sion nucléaire ; elles sont probablement nombreuses ; il est possible que les centrosomes en soient le siège lorsqu'ils existent ; mais il suffit aussi peut-être d'une rupture de l'équilibre osmotique, résultat qui sera obtenu de façon très variable.

Tout ce que l'on peut dire, c'est que le signal, ou le *primum movens*, comme on l'appelle, de la division nucléaire doit se trouver dans le protoplasma et non dans les noyaux eux-mêmes ; autrement, on ne s'expliquerait guère que dans un sporange de Vampyrelle, par exemple, tous les noyaux commencent leur division en même temps et passent simultanément par les mêmes stades ; l'explication serait encore plus difficile pour les Arcelles où les deux noyaux sont très éloignés l'un de l'autre. Ces cas de division conjuguée sont d'ailleurs fréquents : il suffit d'ajouter aux exemples précédents ceux du *Trepomonas agilis*, des Urédinées et des Basidiomycètes que nous avons étudiés autrefois (1).

La théorie du kinoplasme et du trophoplasme de Strasburger est une variante de celle de Boveri : celle-ci exigeait l'existence de centrosome au moins dans l'élément mâle ; or Strasburger et ses élèves n'ont jamais rencontré de centrosomes dans les Phanérogames et les Ptéridophytes (2). Strasburger se trouvait ainsi conduit à remplacer l'action du centrosome dans la fécondation par celle du kinoplasme.

Le kinoplasme est un protoplasme spécial de structure fibrillaire qui tient sous sa dépendance les mouvements de la cellule ; il comprend le fuseau achromatique, le centrosome lorsqu'il existe, les stries radiaires, les flagellums, la partie antérieure du corps des anthérozoïdes et leurs cils vibratiles, l'ectoplasme ; la seconde partie du protoplasma est le trophoplasma de structure alvéolaire qui est le siège des phénomènes nutritifs.

(1) *Le Botaniste*, 7e série, p. 144.

(2) Strasburger : *Cytologische Studien* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897) et divers autres mémoires publiés par le même savant.

L'élément mâle possède du kinoplasme, et s'il est incapable de se diviser isolément, c'est parce qu'il est trop pauvre en éléments nutritifs ; l'œuf, de son côté, par suite de l'absence de centrosome ou de kinoplasme, est également incapable de se développer ; la réunion des deux gamètes donne une cellule complète, et c'est le centrosome ou le kinoplasme qui provoquera la segmentation.

Cette théorie constate d'une façon heureuse la constitution particulière à chaque gamète, résultant de l'hétérogamie ; mais il ne faut pas la prendre dans un sens absolu ; le kinoplasme et le trophoplasme ne sont pas deux protoplasmes distincts : ce sont deux états quelque peu différents d'une même substance qui peut se transformer.

Rien ne le montre mieux que les récentes observations de Bataillon sur la parthénogenèse des Batraciens, où une simple piqûre produit le développement de l'œuf (1) ; cet œuf renfermait donc en lui suffisamment de kinoplasme, en dehors de celui qui aurait dû être fourni normalement par le spermatozoïde.

Il faut donc en revenir finalement à l'idée que nous avons exprimée en donnant, il y a quelques années (1899), les grandes lignes de notre théorie : *Les gamètes sont des éléments complets ; il ne leur manque que de l'énergie, et cette énergie peut leur être fournie de façon très différente* (2).

Nous ne ferons que rappeler ici, puisque nous en avons déjà longuement parlé, la théorie de Butschli qui admet que la proportion de chromatine et de plastine varie dans les noyaux à la suite des divisions ; il en résulte des différences sexuelles ; la fusion de ces noyaux différents rétablit l'équilibre normal.

Cette théorie repose sur le même principe que celle de

(1) Bataillon : *L'embryogenèse complète provoquée chez les amphibiens par piqûre à l'œuf vierge* (Comptes rendus Acad. sc., t. CL, avril 1910).

(2) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (le Botaniste, VIe série, février 1899).

Strasburger ; mais les deux substances qui par leur inégale répartition communiquent le caractère mâle ou femelle se trouvent localisées dans le noyau, au lieu d'être dans le protoplasme.

Enfin la théorie du dualisme des noyaux de Schaudinn, reprise et développée par Hartmann et d'assez nombreux Protistologues, est un mélange ingénieux des deux précédentes ; on fait passer le blépharoplaste, le nucléole ou le caryosome à la dignité d'élément nucléaire qui devient noyau locomoteur ou mâle, alors que le noyau ordinaire est considéré comme un noyau trophique ou femelle.

Notre point de vue est très différent de celui qui inspire toutes ces théories : ces dernières cherchent à expliquer la sexualité et son origine par des différences dans la constitution des gamètes ; cette différence de constitution est un résultat de la division cellulaire et de la division nucléaire ; l'hétérogamie se trouve à la base de toutes ces théories.

Pour nous, *l'isogamie est primitive ; les gamètes ne sont que des spores affamés, manquant d'énergie ; l'hétérogamie est secondaire, et cette hétérogamie, tout en ayant pour conséquence d'amener une inégale répartition des diverses substances cellulaires entre les deux gamètes, n'a jamais pour résultat d'enlever à ces gamètes le caractère d'éléments complets. L'union des gamètes a le caractère d'une nutrition, d'un acte d'autophagie ; mais cette union peut être remplacée par toute autre cause susceptible de fournir de l'énergie sous une forme quelconque.*

Les récentes expériences sur la parthénogenèse confirment nos conclusions, alors qu'elles sont en opposition complète avec toutes les théories précédentes qui ont pour base une constitution différente des gamètes.

VIII

Si nous voulons comprendre les autres modifications qui se sont produites du fait de la sexualité dans le dévelop-

pement des êtres, il nous faut maintenant envisager l'influence de la *fusion nucléaire*, dont nous avons constaté l'existence lors de l'union des deux gamètes en un œuf.

Cet œuf possède un noyau double, il renferme *deux cordons chromatiques* : si n est le nombre de chromosomes de l'espèce, l'œuf possédera $2\,n$ chromosomes

Lorsque l'œuf va se diviser pour la germination, il peut se faire que les deux cordons chromatiques contenant chacun n chromosomes se séparent simplement sans se dédoubler ; les nouvelles cellules ne reçoivent alors que n chromosomes et *elles ne se distingueront par rien d'essentiel des cellules ordinaires.*

Si, au contraire, le noyau sexuel transmet son noyau double aux cellules provenant de la germination de l'œuf, ces cellules, possédant chacune un noyau à double spirème, se trouvent dans des conditions spéciales, dans un *état secondaire créé par la sexualité* ; nous ne serons nullement surpris que dans ces conditions leurs propriétés et leur rôle diffèrent sensiblement de ce que nous trouvons dans la cellule ordinaire à n chromosomes ; les appareils auxquels ces cellules à noyau double donneront naissance seront eux-mêmes dans un *état secondaire dû à la sexualité.*

D'autres conséquences découlent de cette organisation : si ces végétations secondaires donnent à leur tour des gamètes, ces éléments auront $2\,n$ chromosomes et l'œuf en possédera $4\,n$; le noyau de l'œuf arriverait ainsi à doubler le nombre de ses chromosomes à chaque génération.

Cet inconvénient a été évité de la façon suivante : à un moment donné, qui correspond à la sporulation, les appareils à $2\,n$ chromosomes donnent des cellules à n chromosomes, sans doute par séparation des deux spirèmes au moment de la division ; ces spores, en retrouvant la structure primitive de leur noyau, *ont repris leurs propriétés ordinaires et les végétations qu'elles donneront posséderont elles-mêmes le caractère primitif.*

Le phénomène qui ramène le noyau de la structure double à la structure simple est désigné sous le nom de *réduction chromatique.*

D'après ce qui précède, cette réduction chromatique a lieu soit immédiatement au moment de la germination, soit plus tard; dans ce dernier cas, le *retard dans la réduction chromatique a pour résultat de créer un état secondaire des cellules et des appareils*, chose qui n'existe pas dans le premier cas.

Nous avons vu précédemment que la formule générale du développement était devenue par suite de la sexualité :

Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone.

La réduction chromatique pouvant se faire à la sporulation soit du sporogone, soit du sporophyte, soit du gamétophyte, il en résulte que, dans le développement, nous aurons des sporogones secondaires, des sporophytes secondaires, et même des gamétophytes secondaires, *selon le retard plus ou moins grand de cette réduction chromatique.*

Nous insisterons plus loin sur les diverses combinaisons qui peuvent se présenter et sur celles qui ont été réalisées dans la nature ; mais nous en avons vu assez pour comprendre à *quelle erreur ces états secondaires créés par la sexualité ont donné naissance.*

Une des plus belles découvertes dans le domaine de la reproduction sexuelle est sans contredit celle que réalisa en 1883 Van Beneden, lorsqu'il démontra que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut naturellement que les noyaux sexuels en présence sont des *demi-noyaux;* si le *pronucleus* femelle n'est pas l'équivalent d'un noyau ordinaire, il est clair, disait ce savant, que le globe vitellin pourvu de son *pronucleus* n'est pas une cellule ; les gamètes seraient des éléments incomplets.

Cette observation a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs : il a fallu : 1° généraliser cette constitution des noyaux

sexuels ; 2° déterminer le moment où se fait la réduction chromatique ; 3° chercher la façon dont elle se produit.

Mais, par contre, elle a été le point de départ d'une conception fausse de la reproduction sexuelle ; on a cherché *la raison d'être de la sexualité* dans *cette structure incomplète des gamètes* et on n'a pas vu que la réduction chromatique n'était *qu'une conséquence de la sexualité*, au lieu d'en être le *facteur déterminant*, ainsi que beaucoup de savants l'admettent encore. Il semble difficile de continuer plus longtemps dans ces errements du passé.

IX

Notre théorie de la sexualité permet de se rendre compte également des différences dans le cycle du développement que nous rencontrons chez les êtres vivants et qui pour la plupart restaient inexpliquées.

Le sporophyte d'une espèce change parfois d'aspect et de structure selon le milieu qu'il habite ; il est sensible à l'adaptation. Dans le *Chilomonas Paramœcium* et le *Cryptomonas ovata*, par exemple, espèces encore dépourvues probablement de sexualité, les individus qui vivent dans l'eau possèdent deux flagellums, une échancrure buccale, et se déplacent activement (fig. 10), tout en se divisant de temps à autre ; avec une humidité modérée et peut-être aussi une différence dans la nature de l'eau, les flagellums disparaissent ainsi que l'échancrure buccale, et les individus se divisent à l'intérieur d'une masse gélatineuse en formant ce qu'on appelle une colonie palmelloïde (fig. 11) ; à un moment donné, l'espèce s'enkyste.

On a ainsi pour le cycle complet :

Sporophyte A + Sporophyte B + Kyste.

Admettons un instant que les conditions d'existence pour chacun de ces sporophytes restent constantes pendant une longue succession de végétations, il est vraisemblable que

ces sporophytes viendront à s'oublier et que le sporophyte B, par exemple, arrivera à être tout à fait incapable de reproduire le sporophyte A ; nous aurons alors deux espèces :

1° Sporophyte A + Kyste ;

2° Sporophyte B + Kyste.

Notons que *l'une aura les caractères d'un protozoaire*, et que la seconde *sera une algue nettement caractérisée.*

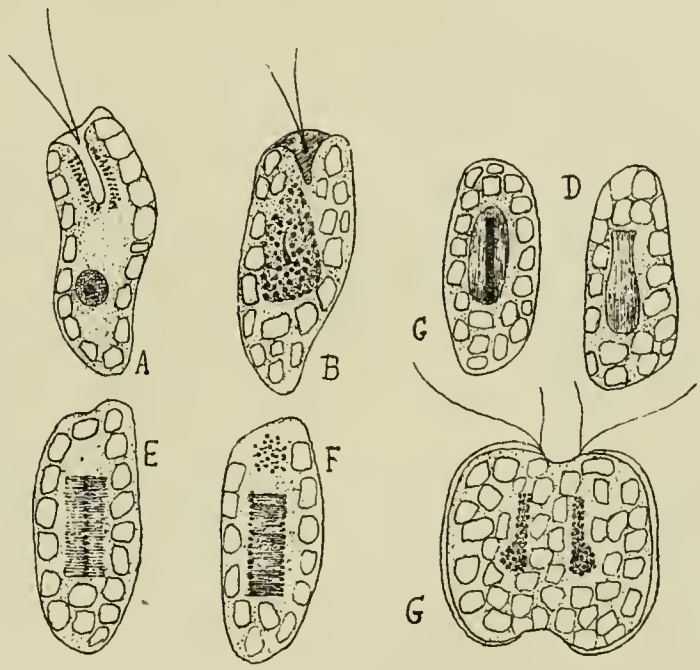


Fig. 10. — *Le Chilomonas Paramœcium* et sa division nucléaire pendant la phase d'activité.

Avant la dissociation possible, on a dans le développement une *succession* de végétations si les sporophytes sont semblables, une *alternance* de végétations si ces sporophytes sont différents, c'est-à-dire si nous passons du sporophyte A au sporophyte B, ou inversement.

La *dissociation* d'une *alternance de végétations* entraîne la *formation* d'une espèce ; certaines espèces-souches sont très sensibles au milieu ; elles ont de nombreux sporophytes différents ; le cas du *Cryptomonas* nous renseigne sur leur cycle, qui est parfois extrêmement varié, par exemple les

Rosa, les *Hieracium*, etc. ; mais il est souvent presque impossible de déterminer quels sont les sporophytes qui se sont *dissociés* pour former des espèces distinctes et indépendantes.

Nous avons choisi le *Chilomonas* comme exemple du début afin de n'avoir pas à tenir compte de la sexualité ; abordons maintenant le problème tel qu'il se trouve posé avec la reproduction sexuelle.

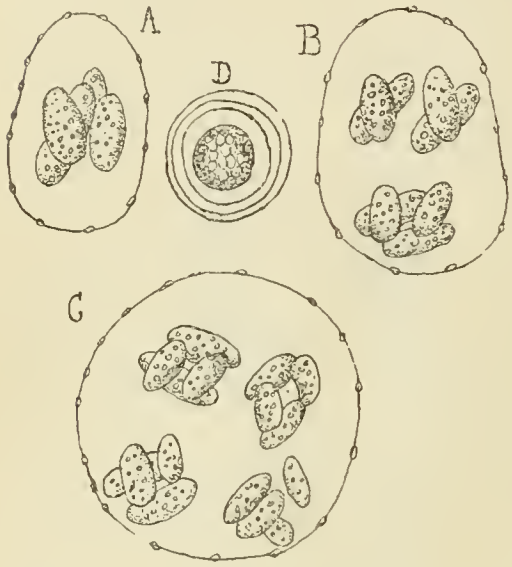


Fig. 11. — Colonies palmelloïdes dans la famille des Cryptomonadinées comprenant les genres *Chilomonas et Cryptomonas* ; D, kyste.

Partons de la formule générale :

Sporophyte +
Gamétophyte + Œuf +
Sporogone.

Lorsque la réduction chromatique se fait à la germination de l'œuf, tout le développement a lieu avec *n* chromosomes.

$\overset{n}{\text{Sporophyte}}$ +
$\overset{n}{\text{Gamétophyte}}$ + $\overset{2n}{\text{Œuf}}$ +
$\overset{n}{\text{Sporogone}}$.

Si les sporophytes qui se succèdent sont semblables, nous aurons une *succession* de végétations ; si l'espèce en comporte de différents, nous aurons une *alternance* de végétations en passant des uns aux autres, et enfin une *alternance de générations* se produira en passant des sporophytes aux gamétophytes. Le gamétophyte est lui-même susceptible théoriquement de montrer une succession et une alternance de végétations, mais la chose est rare.

Nous serions disposé à considérer le cas de certains *Œdogonium*, qui produisent des androspores, comme un

exemple d'*alternance de végétations du gamétophyte mâle* ; il existe chez les animaux des cas d'alternance du gamétozoïde beaucoup plus nets, tels les *Rhabdonema* et les *Rhabditis*.

La formule générale de tout à l'heure :

Sporophyte + Gamétophyte + Œuf + Sporogone

s'applique à beaucoup d'Algues ; on la retrouve chez les Champignons siphomycètes et elle se continue chez les Champignons supérieurs, avec une légère modification due à la *transformation des gamétanges en gamétophores*.

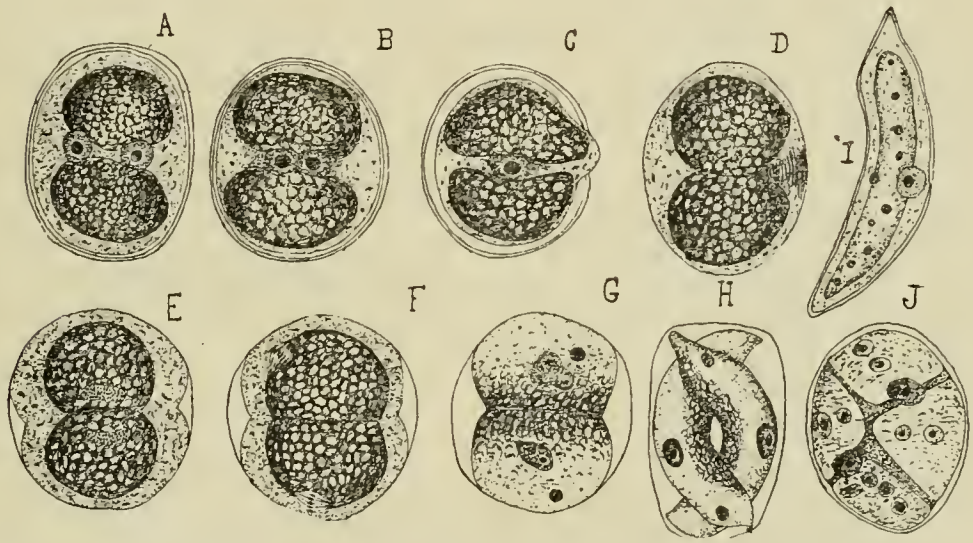


Fig. 12. — L'œuf des *Closterium* A, B, C. Union tardive des noyaux dans l'œuf ; D, — H, germination de l'œuf dans un sporogone ; atrophie de deux des noyaux. D'après Klebahn.

Les Algues semblent avoir épuisé tous les cas possibles par *suppression* soit du sporogone, soit du sporophyte, soit des deux appareils à la fois.

On a ainsi les formules suivantes dérivant de la formule générale :

1° Sporophyte + Gamétophyte + Œuf ;
2° Gamétophyte + Œuf + Sporogone ;
3° Gamétophyte + Œuf.

Nous trouverions tout simple que la suppression des stades

qui manquent ait lieu d'une façon brusque ; mais nous pouvons constater *que, dans certains cas tout au moins, elle a été graduelle.*

Prenons le sporogone chez les Conjuguées ; on peut s'assurer que, dans les *Closterium* (fig. 12), le noyau de l'œuf se divise encore en 4, comme si le sporogone devait fournir quatre spores ; mais deux noyaux *s'atrophient* et il n'existe que deux cellules à la germination. Dans les *Spirogyra*, nous n'en trouverons plus qu'une ; le sporogone a disparu.

Il reste beaucoup à faire pour déterminer dans chaque cas le cycle exact d'un organisme avec ses alternances de végétations et ses alternances de générations suivant le schéma que nous avons donné.

Tout récemment une Académie mettait à l'ordre du jour la question du pléomorphisme des Algues au sens d'Hansgirg : la solution est évidemment dans le développement dont nous venons de tracer l'esquisse.

X

L'intérêt qui s'attache au développement augmente lorsqu'il s'agit des plantes supérieures et des Métazoaires chez lesquels le retard dans la réduction chromatique a donné naissance à des *états secondaires.*

Il semble, d'après des travaux récents (Jamanouchi, etc.), que ces états secondaires puissent exister aussi chez certains groupes d'Algues comme les Floridées : nous attendons d'être mieux fixé pour les mentionner.

En ce qui concerne les plantes cormophytes, nous avons deux types nettement tranchés, celui des Muscinées et celui des Métaphytes, comprenant les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Le cycle d'une Mousse (fig. 13) comprend un protonema filamenteux P sur lequel poussent des tiges feuillées G,

portant les archégones et les anthéridies ; l'œuf développe sur l'archégone même une capsule S portant les spores ; la réduction chromatique s'effectue à la formation de ces spores et celles-ci reproduisent le protonema.

On ne semble pas avoir compris jusqu'ici la signification du protonema; essayons d'être plus heureux en partant de la formule générale :

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2n}{\text{Œuf}} + \text{Sporogone.}$$

La réduction chromatique ayant lieu à la formation des spores dans le sporogone, cet appareil seul a des noyaux doubles; seul il représente un *état secondaire* dû à la sexualité et au retard dans la réduction chromatique ; dès lors, *le protonema tient la place d'un sporophyte primaire*, alors que la tige feuillée représente un gamétophyte de nature également primitive avec ses *n* chromosomes; la formule des Muscinées est donc naturellement

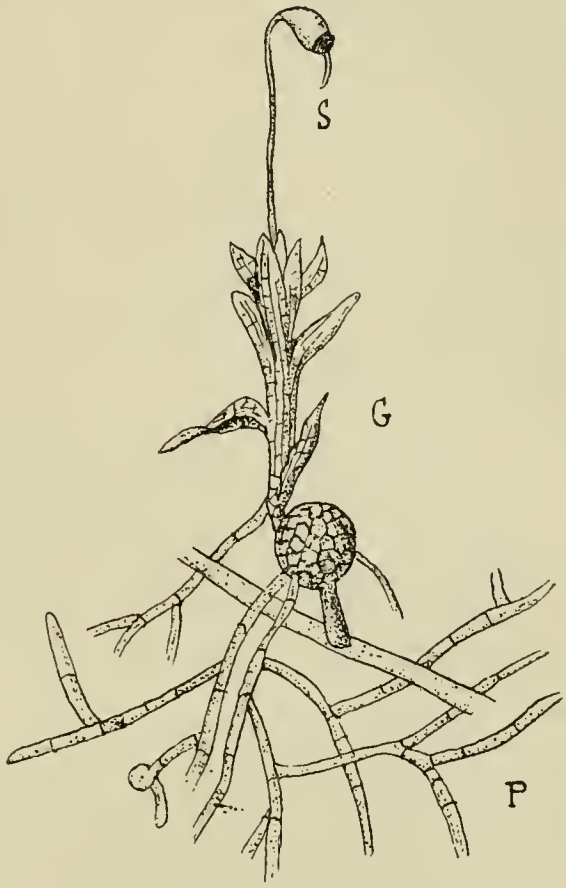


Fig. 13. — Schéma du cycle d'une mousse.

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2n}{\text{Œuf}} + \overset{2n}{\text{Sporogone}}.$$

Plusieurs remarques s'imposent : 1° le sporogone, qui seul représente un *état secondaire*, a subi un *perfectionnement considérable*, qui en a fait un organe de plus en plus

compliqué ; 2° les sporophytes et les gamétophytes, qui représentent un *état primaire*, ont eu une évolution très limitée ; le protonema particulièrement ressemble étonnamment à une Algue, si bien que la confusion est possible et a été faite ; ce sporophyte, qui a perdu la propriété de sporuler, *est en voie de disparition*, et la formule de l'avenir est celle-ci :

Gamétophyte + Œuf + Sporogone.

Le cycle des Métaphytes débute avec les Fougères ; le sporogone est supprimé ; le retard dans la réduction chromatique se prolonge jusqu'à la formation des spores chez le sporophyte, et on a :

$$\overset{2n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} + \overset{2n}{\text{Œuf}}$$

Le sporophyte est la plante feuillée (fig. 17) ; avec ses noyaux à 2 *n* chromosomes, il représente un *état secondaire* : le gamétophyte, connu sous le nom de prothalle, qui lui succède, revient à l'état primitif, ce qui explique sa simplicité d'organisation.

Il serait fort intéressant de suivre chez les Angiospermes et les Gymnospermes les diverses adaptations du gamétophyte mâle et du gamétophyte femelle ; on verrait comment l'évolution a agi d'une façon indépendante sur chacun d'eux, justifiant ainsi notre opinion sur l'origine du sexe en général.

Disons seulement que le stade gamétophyte est en voie de disparition et que vraisemblablement, dans quelques centaines de siècles, la formule sera

$$\overset{2n}{\text{Sporophyte}} + \overset{n}{\text{Gamètes}} + \overset{2n}{\text{Œuf}}.$$

Déjà, en effet, le gamétophyte mâle n'est plus représenté chez les plantes supérieures que par un boyau pollinique qui renferme un noyau végétatif *appelé à disparaître* et un noyau générateur qui, en se divisant, donnera les noyaux des deux anthérozoïdes. En l'absence du noyau végétatif, on

pourrait déjà dire que la *microspore du gamétophyte germe directement en un gamétange.*

De même nous avons montré que le sac embryonnaire de l'ovule, avec ses huit cellules, représentait en réalité la germination d'une *macrospore en un gamétange* (fig. 15).

Malgré les résistances prévues, il est certain que cette interprétation prévaudra complètement d'ici peu ; seule, elle permet d'expliquer logiquement la *double fécondation* et la fécondation possible des synergides et des antipodes par un anthérozoïde.

Fig. 14. — Le sporophyte d'un *Iris*.

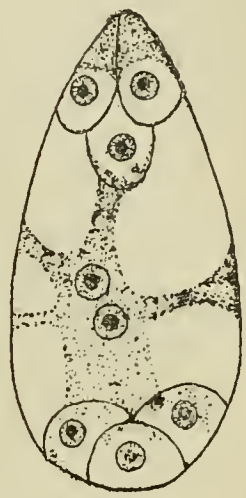


Fig 15. — Macrospore ou sac embryonnaire d'une plante supérieure. La macrospore a germé en donnant huit gamètes ; trois supérieurs qui sont l'oosphère et les deux synergides : trois inférieurs, les antipodes, et les deux médians, qui sont les mésodes.

Nous assistons donc chez les plantes supérieures à la *disparition d'un stade*, comme nous l'avons constaté chez les *Closterium* à propos du *sporogone* et chez les Muscinées à propos du *sporophyte*.

Il en résulte pour les Métaphytes une conséquence bizarre : en l'absence des états intermédiaires de la disparition des gamétophytes mâle et femelle, on serait amené à prendre le sporophyte secondaire pour un gamétophyte, puisque c'est à son intérieur que se forment les gamètes.

Nous ne manquerons pas de constater que ce sont les

appareils à 2 *n* chromosomes qui seuls se sont montrés aptes à un perfectionnement indéfini ; la cause doit en être cherchée dans l'état double des noyaux et les tendances variées qu'ils possèdent par le fait de cette structure.

Nous en déduirons que la réunion des noyaux sexuels — nous ne disons pas leur fusion qui parfois n'est pas complète — constitue le phénomène essentiel de la fécondation, celui qui a eu le plus grand retentissement sur la formation des deux séries animale et végétale.

Enfin, nous voyons également que la *pluralité des états d'un même cycle* tend chez les plantes supérieures vers l'*unité*, comme si l'individualité unique dans l'espèce était le but suprême de l'évolution.

La chose est également frappante chez les animaux, mais le moyen employé a été différent.

XI

Nous sommes peu qualifié sans doute pour tenter une explication du cycle des Métazoaires. Cependant, comme il ne s'agit que d'appliquer aux animaux les principes que nous venons de formuler à l'égard des Métaphytes, nous ne saurions hésiter. Il ne manque pas d'ailleurs de zoologistes éminents — plusieurs sont sympathiques à nos travaux, nous le savons — pour corriger avec indulgence les erreurs qui viendraient sous notre plume.

Les Métazoaires paraissent avoir leur origine au niveau des Volvocinées, famille qui se rattache elle-même aux Chlamydomonadinées, dont nous avons étudié le genre *Chlorogonium*.

On peut donc se servir de la même formule générale comme point de départ ; elle devient pour les animaux, d'après la terminologie que nous avons adoptée :

Sporozoïde + Gamétozoïde + Œuf + Sporogone

Tout d'abord il semble qu'il y a eu *suppression* du sporogone ; chez les *Volvox*, l'œuf germe directement en une nouvelle colonie et la formule est alors pour les animaux :

Sporozoïde + Gamétozoïde + Œuf

Or, chez les animaux, le retard dans la réduction chromatique s'est prolongé plus loin que chez les Métaphytes, où il ne dépasse pas le stade sporophyte ; nous le retrouvons jusque dans le gamétozoïde ; la réduction chromatique se fait juste au moment de la formation des gamètes.

Dans ces conditions, sporozoïde et gamétozoïde sont des *états secondaires* à noyau double.

Il n'y a donc chez les animaux aucune différence essentielle entre sporozoïdes et gamétozoïdes ; d'un autre côté, on ne trouve plus chez l'animal de stade primitif à noyau simple rappelant l'ancêtre protozoaire. On plutôt *il n'en existe qu'un, représenté par les gamètes eux-mêmes*, et la ressemblance est trop nette pour ne pas solliciter l'attention.

Chez les Algues, les sporophytes primaires qui ont une structure identique de la cellule sont parfois réunis en un *sporo-gamétophyte* ; il n'y aurait rien d'étonnant à ce que nous ayons chez les animaux avec une structure identique de la cellule à 2 *n* chromosomes des *sporo-gamétozoïdes*.

Ceci dit, il paraît assez vraisemblable que *beaucoup de cas de parthénogénèse pourraient bien n'avoir d'autre signification que celle d'une simple sporogenèse s'effectuant sur un sporozoïde ou même sur un sporo-gamétozoïde.*

En cherchant bien dans le développement des Trématodes, des Pucerons, etc., il est probable que l'on reconnaîtrait des alternances de générations entre sporozoïdes et gamétozoïdes, et des alternances de végétations entre chacun d'eux, ce qui donnerait des formules du genre de celle-ci :

Sporozoïde A + Sporozoïde B + Sporozoïde C +
Gamétozoïde A + Gamétozoïde B.

On pourrait ainsi adopter la terminologie que nous avons établie : succession et alternance de végétations des sporozoïdes et des gamétozoïdes selon qu'ils sont semblables ou différents ; alternance de générations lorsqu'on passe des sporozoïdes aux gamétozoïdes.

Le gamétozoïde des animaux ayant 2 *n* chromosomes a la possibilité, — ce qui n'existe pas chez les végétaux, — en *esquivant la réduction chromatique*, de donner des gamètes à 2 *n* chromosomes, la *parthénogenèse de ces gamètes secondaires est un phénomène normal* : il suffit de leur procurer comme aux gamètes d'*Ulothrix* ou de *Chlamydomonas* de l'énergie sous une forme convenable ; rien n'empêche d'ailleurs que le développement ait lieu sans aucune aide.

La *parthénogenèse* des gamètes, après réduction chromatique, se heurte à une grosse difficulté : ces éléments ne possèdent que *n* chromosomes, et il leur faut donner des appareils à 2 *n* chromosomes. *Normalement ces gamètes devraient donner naissance à des appareils primaires comme les microspores et les macrospores dans les Métaphytes.*

Cette distinction des deux sortes de parthénogenèse a été faite par nous dès l'année 1899, dans notre théorie de la sexualité, *loc. cit.*, p. 273 ; nous sommes revenu à nouveau sur cette distinction en 1907 (1). Winkler a admis, en 1908, cette différence en employant le terme de *parthénogenèse somatique* lorsque l'œuf se développe avec 2 *n* chromosomes, c'est-à-dire avec la structure du stade diploïde, et le terme de parthénogenèse générative lorsque l'œuf se développe avec *n* chromosomes, c'est-à-dire avec la structure du stade haploïde (2).

Il est facile de se rendre compte que Winkler a consacré ainsi l'exactitude de notre théorie ; personne avant nous n'avait établi que les noyaux des Métazoaires et du stade spo-

(1) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale* (la Revue des idées, 15 janvier 1907, p. 24).

(2) Winkler : *Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich.* Iéna, 1908.

rophyte des Métaphytes étaient des noyaux doubles, alors que le noyau des gamètes ou des gamétophytes était un noyau simple : cette distinction était la base même de notre théorie ; nous en avions établi l'exactitude par nos observations sur les Chlamydomonadinées ; elle était opposée ainsi à la théorie de Van Beneden, unanimement acceptée par les zoologistes.

Strasburger donne le nom d'apogamie à la parthénogenèse somatique et conserve le nom de parthénogenèse au développement d'un gamète à *n* chromosomes.

Cette seconde sorte de parthénogenèse est, dit-on, possible chez quelques animaux ; nous désirerions pour l'interpréter savoir d'une façon certaine comment se produit le doublement des chromosomes. Est-ce par *autorégulation*, comme on l'affirme, ou bien ne serait-ce point plutôt par une *fusion de deux cellules du jeune embryon ?*

Il ne faut pas oublier qu'il existe quelque chose d'analogue avec le prothalle de certaines Fougères dont les cellules, après une fusion de ce genre, donnent directement des sporophytes (1).

C'est sur ce point délicat que devront se concentrer les recherches futures relatives à la parthénogenèse ; on trouvera un exposé de l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet dans l'ouvrage d'O. Hertwig déjà cité *Allgemeine Biologie*. Nous rappelons simplement ceci : Alors que des zoologistes se demandaient à propos de la parthénogenèse : « D'où vient-elle ? Comment s'est-elle établie à côté de l'amphimixie ? Dérive-t-elle de celle-ci ou lui est-elle antérieure ? Enfin et surtout qu'y a-t-il dans certains œufs qui leur permette de se développer sans fécondation, tandis que d'autres ne le peuvent pas ? (2) » nous écrivions en 1899

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, 1906, p. 24.

(2) Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité.* Paris, 1895, p. 151. Cette incertitude au sujet de la parthénogenèse se trouve reproduite avec des termes identiques par le même savant, en 1903, dans la 2e édition du même ouvrage, p. 168.

ceci que les travaux récents ont confirmé : « *Chaque gamète porte en lui-même, par son origine et par sa nature, le principe d'un développement parthénogénétique ; si cette parthénogenèse n'est pas plus fréquente, c'est à cause du retard dans la réduction chromatique qui a modifié si profondément les conditions de l'organisme végétal ou animal.* »

XII

En prenant comme point de départ dans notre théorie de la sexualité le *Polytoma uvella* et les Chlamydomonadinées, nous avons été guidé par les raisons suivantes :

1° Les flagellés voisins du POLYTOMA UVELLA *peuvent être regardés comme la souche des Métaphytes et des Métazoaires.*

2° La sexualité a déjà acquis tous les caractères essentiels qu'elle conservera par la suite ; la distinction en stade végétatif et en stade reproducteur qui va s'accentuer existe déjà, marquée par la substitution du sporange succédant à la simple bipartition.

3° On connaît bien chez le POLYTOMA UVELLA *et les Chlamydomonadinées le mode de division du noyau ; on sait, par nos recherches, qu'il s'agit d'une téléomitose normale avec un nombre fixe de chromosomes, comme chez les organismes supérieurs.*

On se trouve donc ainsi en face d'une lignée phylogénétique dont on peut suivre parallèlement l'évolution des organes, des structures et des fonctions.

Il est intéressant cependant d'essayer de remonter de plus en plus vers la source de toute manifestation vitale, c'est-à-dire du côté des Amibes et des êtres qui leur ressemblent.

En suivant cette méthode pour l'étude des phénomènes de division nucléaire, nous avons réussi à distinguer les différents essais ou tâtonnements qui se sont produits au sein de la cellule, en vue d'arriver à une répartition exacte

de la chromatine, lors de la division ; à côté de l'amitose, nous avons trouvé l'haplomitose, et un certain nombre de formes intermédiaires entre l'haplomitose et la téléomitose ; d'une façon générale, ces différents modes de division nucléaire correspondaient assez exactement à l'existence, parmi les organismes inférieurs, de groupes à développement plus ou moins limité, de séries évolutives, qui se terminent en cul-de-sac et qui se trouvent à côté de la *lignée phylogénétique d'avenir*, celle qui a donné naissance aux organismes supérieurs.

Il est assez naturel de faire les mêmes constatations en ce qui concerne la fonction sexuelle ; nous devons assister à des essais et à des tâtonnements ; nous devons pouvoir remonter aussi vers la source, en suivant le rameau principal, celui dans lequel nous avons rencontré les phénomènes de mitose.

Occupons-nous d'abord de cette dernière direction : chez l'*Anthophysa vegetans*, nous avons vu qu'à la suite d'une épidémie de divisions, l'organisme conservait deux noyaux, qui se réunissaient ensuite, lors de l'enkystement ; c'est un phénomène d'*autogamie*.

Il nous suffira de montrer que cette autogamie ne diffère par aucun caractère essentiel de l'isogamie du *Polytoma* et qu'elle s'est montrée sous l'influence de la même cause.

L'état affamé des gamètes est produit chez le *Polytoma* par les divisions successives qui se produisent dans le sporange *sans période de nutrition intercalaire* ; il est facile de se rendre compte que ces conditions se trouvent réalisées dans les *épidémies de divisions* d'un flagellé à simple bipartition comme l'*Anthophysa : la seule différence avec l'isogamie consiste en ce fait que les deux énergides n'ont même pas la force de se séparer, avant d'effectuer la fusion nucléaire et leur réunion en une seule cellule qui est l'œuf.*

Nous en dirons autant de tous les cas d'autogamie

signalés chez les Amibes : la division du corps ne peut plus suivre la division ou les divisions du noyau ; l'énergie nécessaire à la continuation du développement est obtenue par une sorte de retour en arrière, par une fusion de deux éléments nucléaires, ce qui correspond à l'union de deux énergides.

Notre point de vue est donc tout à fait différent de celui des zoologistes : *ceux-ci considèrent ces divisions préliminaires comme réductionnelles au même titre que chez les Métazoaires.*

Nous sommes convaincu au contraire qu'il ne se produit aucune réduction du nombre des chromosomes dans ces divisions préliminaires; que les noyaux conservent leur nombre de chromosomes ; que le noyau de copulation est double et que la réduction chromatique se produit à la germination du kyste.

Nous rattachons toutes ces divisions nucléaires successives qui précèdent la sexualité à une nutrition insuffisante, amenant l'état affamé des gamètes ou des énergides : c'est ce principe que nous avons énoncé dans un mémoire précédent : « *La gêne nutritive produite par la disette d'aliments a le même effet que celle qui a pour cause l'accroissement de volume ; elle détermine la division* (1). »

Nous avons voulu simplement montrer ici comment on pourrait rattache *l'autogamie* des Flagellés et des Rhizopodes à l'isogamie telle qu'elle existe chez d'autres Flagellés et chez le *Polytoma uvella* : chaque exemple devra être étudié maintenant en détail, au point de vue de la façon dont se comportent les chromosomes.

Nous savons déjà assez exactement comment les choses se passent chez les Myxomycètes par les travaux de Prowazek sur le *Plasmodiophora brassicæ* (2) d'Hélène Kranzlin

(1) P.-A. Dangeard : *Nutrition ordinaire, Nutrition sexuelle et Nutrition holophytique* (le Botaniste, 8e série, p. 82.)

(2) Prowazek : *Uber den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicæ* (Arb. a. d. Kais. Gesundheit., Bd. XXII).

sur les Arcyriées et les Trichiées (1) et surtout par le mémoire de John sur le *Ceratiomyxa* (2). Dans l'autogamie du *Ceratiomyxa*, les noyaux copulateurs possèdent 8 chromosomes : le noyau double de copulation en a 16 qui se groupent par deux ; lorsque ce noyau se divise, chaque nouveau noyau ne reçoit que huit chromosomes : *la réduction chromatique suit donc la fusion nucléaire.*

Le cas de l'*Anthophysa vegetans* nous semble devoir apporter quelque éclaircissement dans la question des *Trypanosomes* ; le second noyau, vu chez ces derniers par différents auteurs et qui donne parfois naissance à des phénomènes d'autogamie (3), ne vient pas sans doute, comme on l'a dit, du blépharoplaste : il résulte, selon toute probabilité, comme chez l'*Anthophysa*, de la division du noyau ordinaire.

Les exemples d'autogamie chez les organismes à noyau double ne constituent qu'une variante de l'autogamie ordinaire : il sera nécessaire de distinguer l'*autogamie primitive* des Diplozoaires et l'*autogamie secondaire*, telle qu'elle existe chez les Champignons supérieurs, mais au fond la fonction répond toujours aux mêmes nécessités et aux mêmes besoins.

On a beaucoup parlé de la reproduction sexuelle des Infusoires ciliés en faveur de la théorie du dualisme des noyaux; cette reproduction ne saurait, à notre avis, servir de base à une théorie générale de la sexualité.

Les Infusoires, en effet, constituent un type aberrant ; il s'agit d'un groupe qui se termine en cul-de-sac, après avoir subi une évolution très remarquable ; pour que leur mode de sexualité puisse être invoqué dans une théorie générale, il faudrait que ces Infusoires fussent la souche des Métazoaires,

(1) Kranzlin : *Zur Entw. der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien* (Arch. f. Protist., Bd. IX).

(2) John : *Myxomycetenstudien* (Berich. deutsch. bot. Gesell., Bd. XXV et Bd. XXVI).

(3) Ajouter aux nombreux mémoires déjà cités dans la bibliographie la note récente de C. Schilling : *Das Vorkommen von Autogamie bei Trypanosoma Lewisi* (Arch. f. Protist. Bd. XIX, 1910 p. 119).

et encore faudrait-il négliger les relations de parenté étroite qui existent entre Métazoaires et Métaphytes.

Dans ces conditions, on peut essayer de rattacher cette reproduction sexuelle des Infusoires aux organismes plus simples, leurs ancêtres, mais on n'est pas autorisé à s'en servir pour suivre l'évolution de la fonction ; on y est d'autant moins autorisé que si nous en croyons nos propres observations sur ce groupe, le noyau a un mode de division plus voisin de l'haplomitose que de la téléomitose.

Nous avons, en effet, suivi en détail la conjugaison du *Colpidium colpoda* (1) ; nous avons obtenu tous les stades de la division nucléaire du *macronucleus* et du *micronucleus* ; or celui-ci, dans ses bipartitions, soit avant la conjugaison, soit après, ne montre jamais de véritables chromosomes : on aperçoit simplement, suivant l'axe du fuseau, des fibrilles plus ou moins noduleuses qu'il faut identifier, selon nous, simplement avec les chromospires du noyau des Eugléniens; ces noyaux ont aussi cet aspect fibrillaire, lors de la conjugaison, dans chaque individu, du noyau stationnaire avec le noyau migrateur. *Plus on étudiera le noyau des Infusoires ciliés et plus on s'apercevra, pensons-nous, de l'erreur qu'on a commise en attribuant à cet élément une division indirecte ordinaire, une véritable téléomitose* (2).

L'origine des Infusoires ciliés reste problématique : on en est réduit à supposer un ancêtre flagellé, analogue aux Diplozoïdes actuels, mais n'ayant que des noyaux à division imparfaite du type de l'haplomitose ; la répartition plus ou moins inégale de la chromatine dans ce mode de division expliquerait en partie les différences qui se sont manifestées entre

(1) Nous voulions contrôler les résultats annoncés par H. Hoyer, en 1899, dans Arch. f. micr. Anat., Bd. LIV ; cet auteur *avait nié l'existence d'une conjugaison des noyaux*. Nos recherches nous ont montré l'exactitude du schéma de Maupas.

(2) Gary N. Calkins and Sara White Cull : *The conjugation of Paramœcium Aurelia* (Arch. f. Protist., Bd. X. 1907).

le *macronucleus* et le *micronucleus* et qui se sont ensuite maintenues dans le type : l'autogamie est devenue de ce fait impossible et a été remplacé par le mode de conjugaison actuel. Le problème reste et restera longtemps difficile à résoudre ; nous avons voulu simplement montrer ici l'erreur de ceux qui cherchent à expliquer la sexualité ordinaire sur un exemple aussi aberrant.

RECHERCHES

SUR LA

STRUCTURE DES PLANTULES CHEZ LES VICIÉES

Par C. TOURNEUX

Je me suis proposé, dans ce travail, de faire l'étude anatomique des plantules de quelques Viciées, particulièrement au point de vue des rapports que présentent les tissus conducteurs de la tige avec ceux de la racine. Cette étude présente chez les Viciées un intérêt tout spécial, parce qu'on observe au-dessus des cotylédons des formations ligneuses centripètes qui, chez les Phanérogames, sont ordinairement considérées comme caractéristiques de la racine.

Elle a du reste déjà été faite. Mlle Goldschmidt (1) a décrit le passage de la racine à la tige chez le *Vicia sativa*. Les résultats qu'elle a obtenus ont été confirmés par Gérard (2), qui a étudié non le *Vicia sativa* lui-même, mais les *Lathyrus odoratus* et *latifolius*, et l'*Ervum lens*.

Je ne crois pas qu'il existe une étude des Viciées qui soit postérieure à celle de Gérard.

J'ai repris le travail de cet auteur sur les genres *Lathyrus* et *Ervum* ; celui de Mlle Goldschmidt sur le *Vicia sativa*, et j'ai de plus étudié le genre *Pisum*.

(1) S. Goldschmidt : *Beitrage zur Entwick. Fibrova. in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen.* Zurich, 1876.

(2) Gérard : *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (thèse de doctorat, p. 345-354).

MORPHOLOGIE

Les plantules de *Vicia*, *Pisum*, *Lathyrus*, *Ervum*, présentent beaucoup d'analogies.

Elles ont un axe hypocotylé très court, supportant des cotylédons hypogés.

Leur tige est quadrangulaire.

Les feuilles sont distiques, et les premières au-dessus des cotylédons sont toujours très réduites.

Chez le *Vicia sativa* (Pl. XXXIV), le nombre de ces feuilles réduites s'élève à 3. La 4e et les suivantes sont bien développées : ce sont des feuilles composées paripennées, à deux folioles, terminées par un rudiment de vrille. A partir de la 7e ou de la 8e feuille, le nombre des folioles s'élève à quatre. Toutes ces feuilles sont munies à la base de stipules.

Chez le *Lathyrus*, le *Pisum* et l'*Ervum*, on n'observe que deux feuilles réduites (Pl. XXXIV-XXXV).

La 3e et les suivantes sont, comme chez le *Vicia*, des feuilles composées paripennées à deux folioles, avec vrilles et stipules.

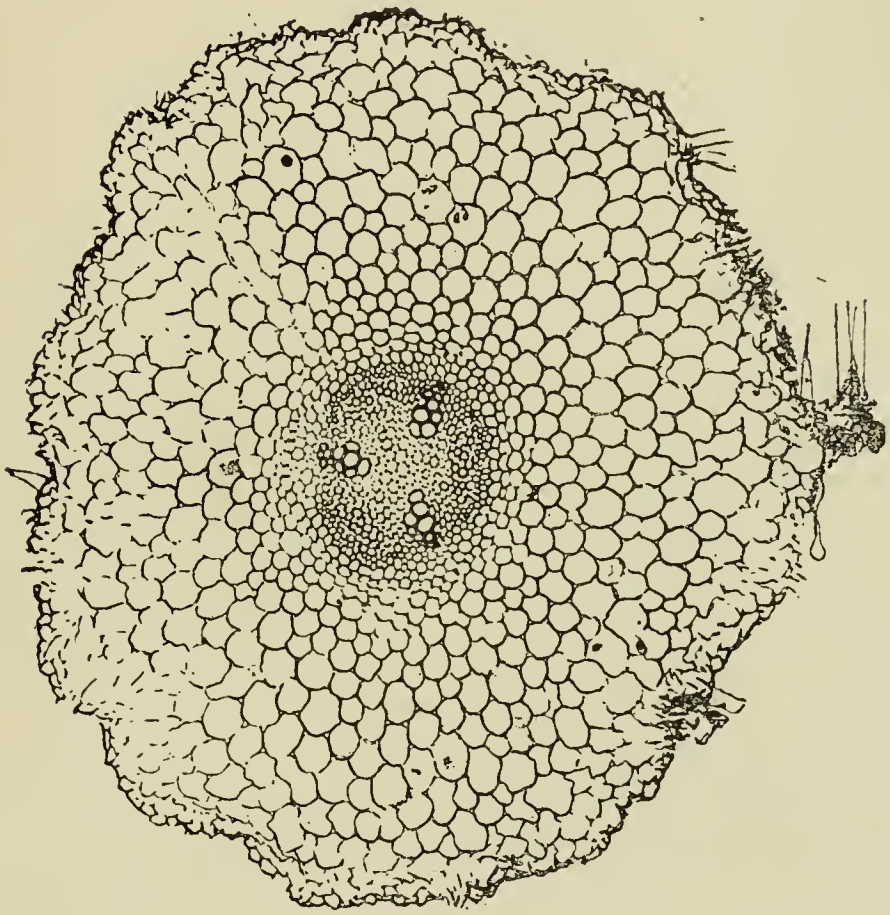
Les stipules de *Pisum* et de *Lathyrus* sont particulièrement bien développées.

Ces caractères morphologiques sont en rapport avec la structure anatomique des plantules.

ANATOMIE

I. Racine. — Il n'y a rien de particulier à en dire. Chez les quatre genres étudiés, la racine est à trois faisceaux et conserve la structure ordinaire d'une racine jusqu'à une très petite distance au-dessous de l'insertion des cotylédons (T. I).

II. Tige. — A. *Vicia sativa.* — *a*) Pour observer chez une plantule de *Vicia* ayant de 4 à 6 entre-nœuds la structure normale d'une tige, il faut s'adresser à des plantules déjà âgées, et pratiquer une coupe dans le 4e entre-nœud, ou plus haut.



T. I. *Pisum sativum.* — Racine primaire.

Sur cette coupe, on observe (Pl. XXXVI, fig. 1) :

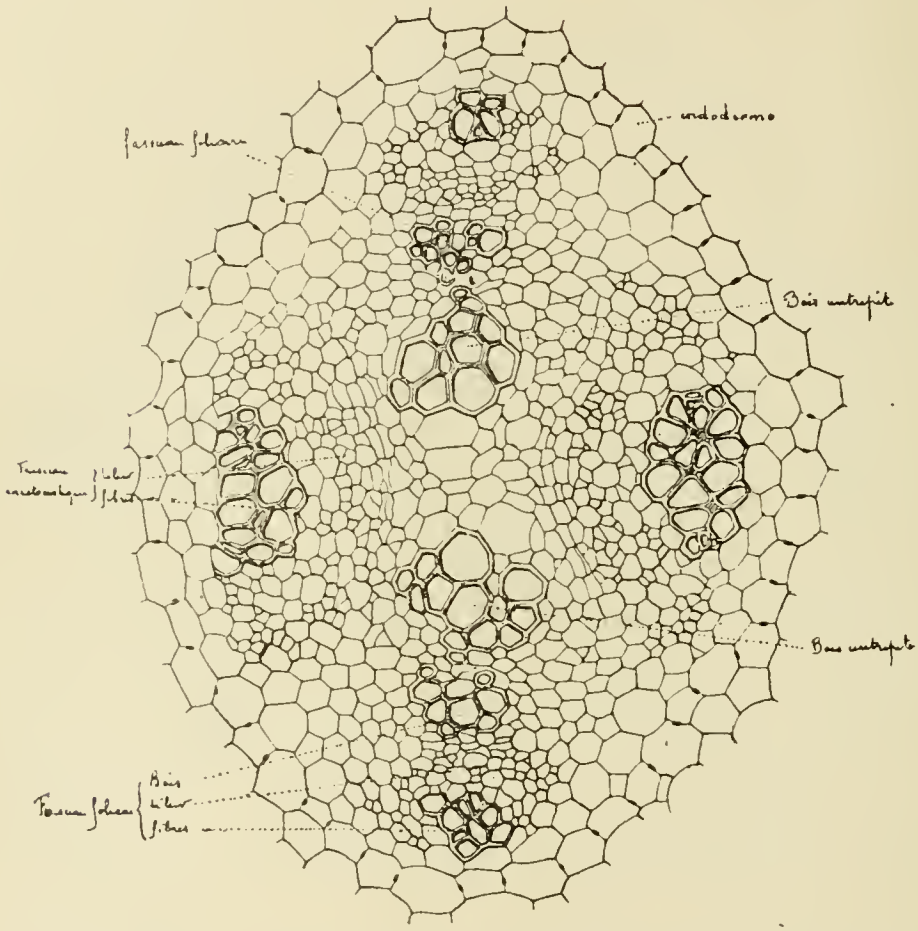
1° Dans la région centrale : 4 faisceaux libéro-ligneux ;

2° Dans la région corticale : 2 petits faisceaux libéro-ligneux (*s*) occupant deux angles opposés, sur la ligne des faisceaux (*a*) ; 2 cordons de fibres dans les deux autres angles (sur la ligne des faisceaux *f*).

Cette disposition se retrouve dans les entre-nœuds supérieurs au quatrième.

Tous ces faisceaux ont la structure normale des faisceaux collatéraux des Dicotylédones.

Ils méritent qu'on les nomme fibro-vasculaires, car ils possèdent tous, extérieurement au liber, un revêtement de fibres.



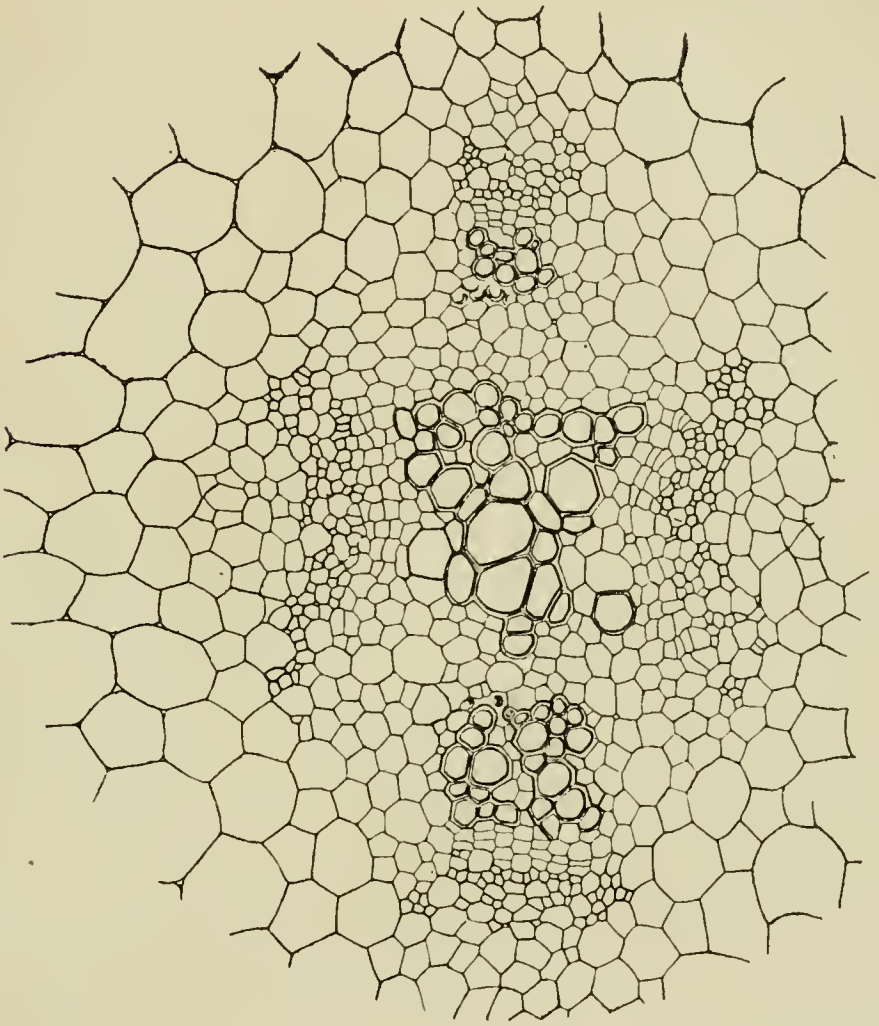
T. II. *Vicia sativa.* — Plantule 1. Cylindre central du premier entre-nœud.

Dans les trois premiers entre-nœuds, la tige présente bien encore les mêmes parties constituantes. De plus, il existe au milieu du cylindre-central deux nouvelles masses ligneuses, à développement centripète, dont les premières trachées sont en regard des pointes des faisceaux.

Cela suffit pour donner à la tige un aspect très particulier.

Dans le 1er entre-nœud d'une plantule très jeune (T. II), on observe le bois centripète, alors que les faisceaux sont

réduits à leur partie libérienne. En termes plus précis, la différenciation ligneuse dans le 1er entre-nœud d'une plantule de *Vicia* se fait dans l'ordre suivant :



T. III. *Vicia sativa.* — Troisième entre-nœud.

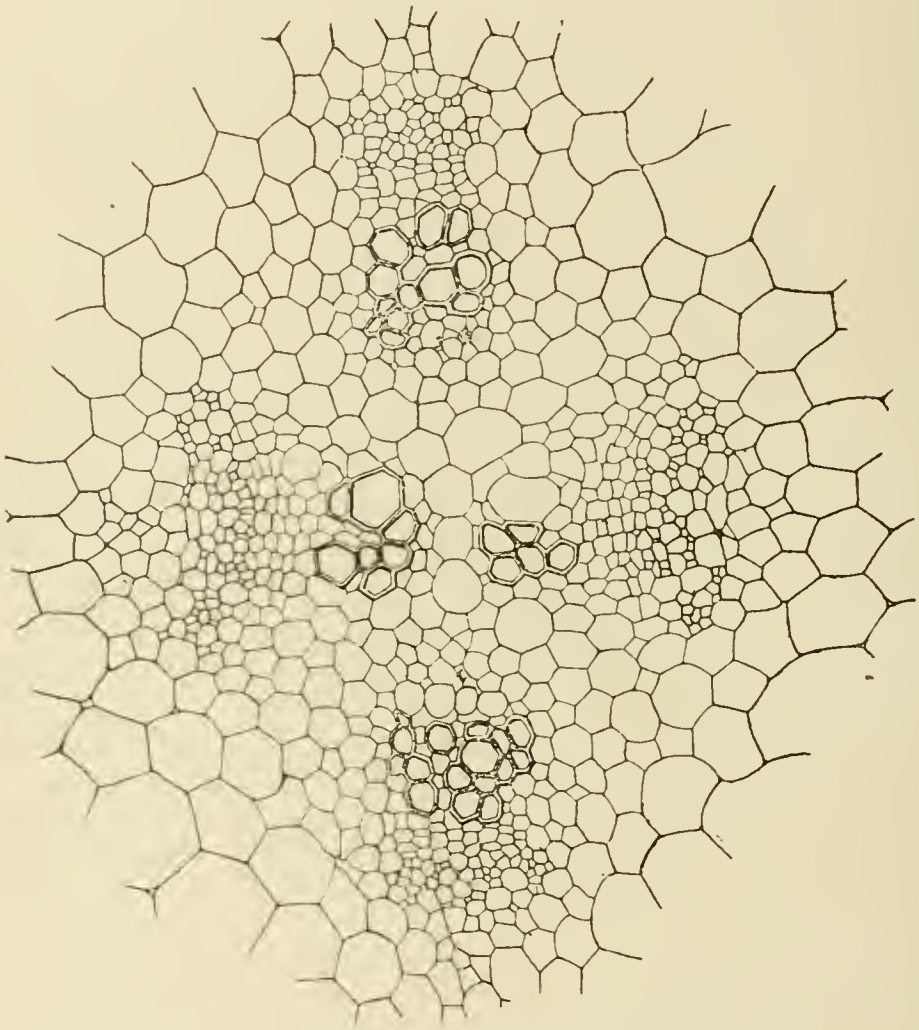
On observe d'abord deux pointements trachéens à partir desquels le bois se différencie dans les directions centripètes.

Plus tard, de part et d'autre des éléments centripètes formés, apparaissent en ordre centrifuge d'autres éléments qui vont constituer la partie ligneuse des faisceaux.

Dans le 2e entre-nœud, les pôles centripètes ne sont plus

au contact des pôles centrifuges ; cela correspond à une réduction de la puissance des formations centripètes.

Cette réduction est plus marquée encore dans le 3e entre-nœud (T. III).



T. IV. *Vicia sativa.* — Quatrième entre-nœud.

Mlle Goldschmidt (1) signale l'existence du bois centripète dans le 4e entre-nœud ; il est peu marqué (T. IV), même chez des plantules ayant de 7 à 8 entre-nœuds bien développés.

Comme autres particularités relatives aux plantules de *Vicia*, il faut encore signaler :

(1) *Loc. cit.*

1° Le développement considérable du liber des faisceaux, même sur des plantules très jeunes, où le bois de ces faisceaux n'est pas encore différencié ;

2° La présence dans le 1er entre-nœud d'un endoderme très net formé, comme celui d'une racine, par une file de cellules à parois latérales plissées.

b) *Course des faisceaux.* — Pour avoir une idée plus exacte des rapports que présentent entre eux les divers éléments de cette tige complexe, j'ai étudié au moyen de séries de coupes le trajet des faisceaux dans les nœuds.

1° *Faisceaux du cylindre central.* — Il n'y a pas lieu de distinguer entre les différents nœuds. Le schéma (Pl. XXXVII, fig. 1) s'applique à chacun d'eux. On y voit que les faisceaux *f* proviennent directement des pétioles foliaires. Les deux autres (*a*) sont des faisceaux anastomotiques (faisceaux réparateurs de Gérard).

2° *Faisceaux corticaux.* — Ils forment dans la tige deux cordons continus, qui à chaque nœud s'augmentent de faisceaux venant du pétiole et des stipules.

Schéma (Pl. XXXVII, fig. 2).

3° *Faisceaux fibreux.* — Sur une partie de leur parcours, ils sont en rapport avec les faisceaux foliaires, comme le montre la figure 3 (Pl. XXXVII), qui représente les aspects les plus caractéristiques du passage à un nœud.

Il arrive d'ailleurs que les choses se passent d'une façon moins symétrique que ne l'indique la figure : le petit faisceau fibreux ne se divise pas et passe tout entier, en s'affaiblissant, d'un même côté du cylindre central.

4° *Bois centripète.* — Les formations centripètes traversent les nœuds sans qu'on remarque aucune modification dans leur aspect.

Elles diminuent d'importance au fur et à mesure qu'on s'élève dans la tige, pour disparaître sur les plantules que j'ai étudiées, à peu près au niveau du 4e nœud.

B) *Lathyrus*, *Pisum*, *Ervum*. — La description précédente,

relative au *Vicia sativa*, s'applique aussi à ces trois genres. Il faut cependant faire une remarque relative aux formations centripètes.

Tandis que celles-ci persistent jusqu'au sommet du 3e entre-nœud chez des plantules de *Vicia* ayant de 4 à 6 entre-nœuds, elles disparaissent dès la base du 2e ou le sommet du 1er chez les plantules de *Lathyrus*, *Ervum* et *Pisum*, ayant atteint le même développement.

Il est assez remarquable de constater que chez les 4 genres étudiés, les faisceaux centripètes sont développés seulement dans la région de la tige portant des appendices foliaires très réduits.

Passage de la racine à la tige.

La constitution de la tige étant bien connue, on peut aborder l'étude des rapports qu'elle présente avec la racine. Cette partie est de beaucoup la plus délicate.

M. Gravis (1) a fait ressortir que pour mener à bien un travail de ce genre, on ne peut se contenter d'examiner des plantules à un certain stade de développement, mais qu'il faut étudier des états très jeunes, et les comparer avec des états plus âgés. Car, dit-il : « L'organisation de l'hypocotyle se modifie avec l'âge et révèle l'existence de deux phases physiologiques principales. Dès le début de la germination, les tissus conducteurs se raccordent de façon à assurer le transport dans le cotylédon de l'eau absorbée par la racine, ainsi que le transport des substances plastiques du cotylédon vers la racine qui croît. Plus tard, les tissus conducteurs de la 1re feuille se raccordent à leur tour avec ceux de la racine principale et des radicelles... »

Bien que je me sois inspiré de ces considérations, je n'ai

(1) Gravis : *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia Virginica*, 1898, p. 32.

pas eu à distinguer entre les deux phases indiquées ci-dessus. A cause du grand développement que présente déjà dans l'embryon la gemmule de *Vicia*, les tissus conducteurs de la 1re feuille étaient raccordés avec ceux de la racine sur les plantules les plus jeunes que j'ai étudiées.

Il y aura donc des lacunes dans la description qui suit ; elle demanderait à être complétée par une étude de l'embryon et des tout premiers stades de la germination, étude qui renseignerait sur l'ordre de différenciation des éléments conducteurs lorsque, par suite de l'égalité de leurs diamètres et de l'identité de leur nature, on ne peut dire quel est cet ordre.

L'hypocotyle du Vicia sativa *et de l'*Ervum lens.

Le passage de la racine à la tige se fait exactement de la même manière chez ces deux genres. Il est schématisé (Pl. XXXVIII, fig. 1) au moins pour ce qui concerne la partie ligneuse des faisceaux.

On peut résumer comme suit ce passage : Le faisceau foliaire f_1 (venant de la 1re feuille) et le faisceau centripète qui est en regard se continuent par le faisceau radiculaire centripète R_1. Le faisceau cotylédonaire C' se continue par R_2 et le faisceau C par R_3.

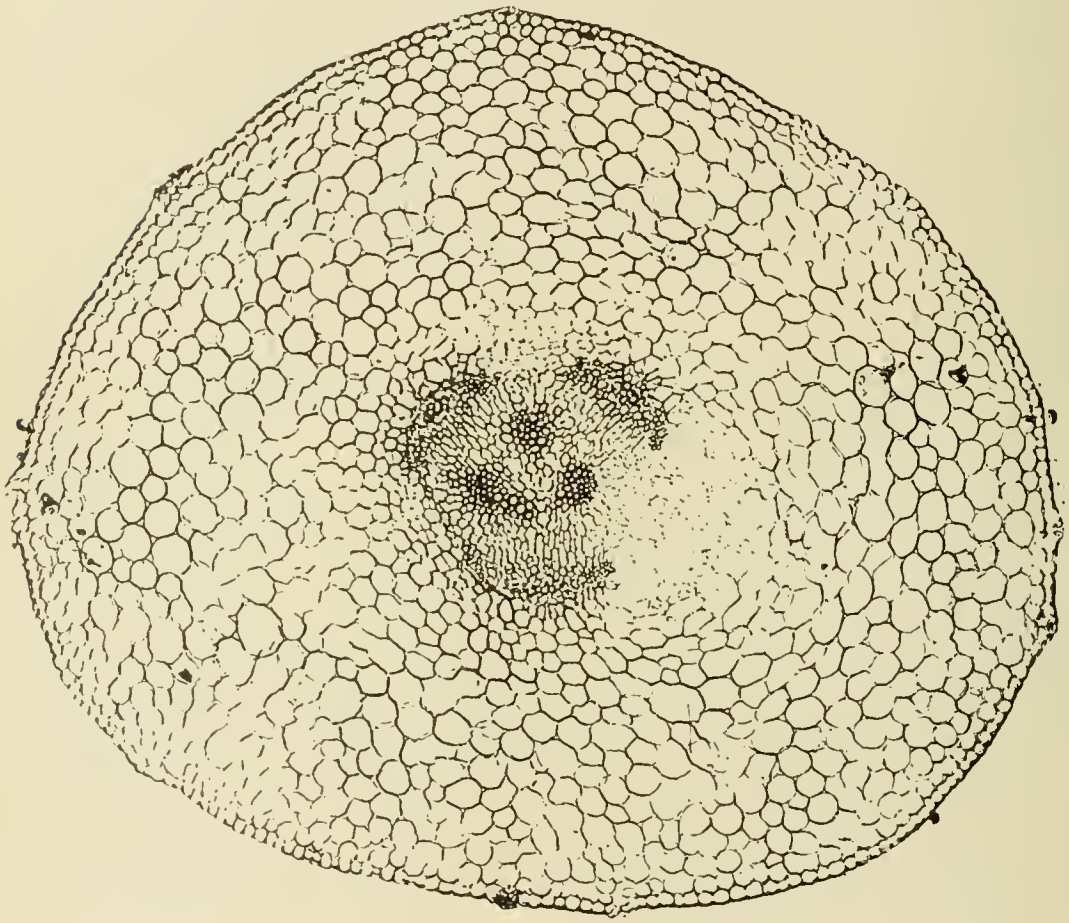
Les deux petits faisceaux corticaux s'unissent aux faisceaux C. C' pendant leur trajet dans l'écorce.

Plus tard, le faisceau foliaire f_2 vient se raccorder avec l'un des faisceaux R_2, R_3 de la racine.

Enfin le faisceau centripète qui est en regard de f_2 se divise radialement un peu au-dessus de l'insertion des cotylédons. Chaque moitié va se raccorder avec l'un des faisceaux R_2, R_3. Je ne l'ai pas représenté dans le schéma, pour éviter la confusion et parce qu'on ne l'observe nettement que chez des plantules ayant au moins 4 entre-nœuds développés, c'est-à-dire relativement âgées.

Je ne me suis pas occupé non plus des faisceaux anastomotiques, encore réduits à leur partie libérienne chez les plantules étudiées.

Quant au trajet des faisceaux libériens, il est suffisamment élucidé par la figure 2, Pl. XXXVIII.

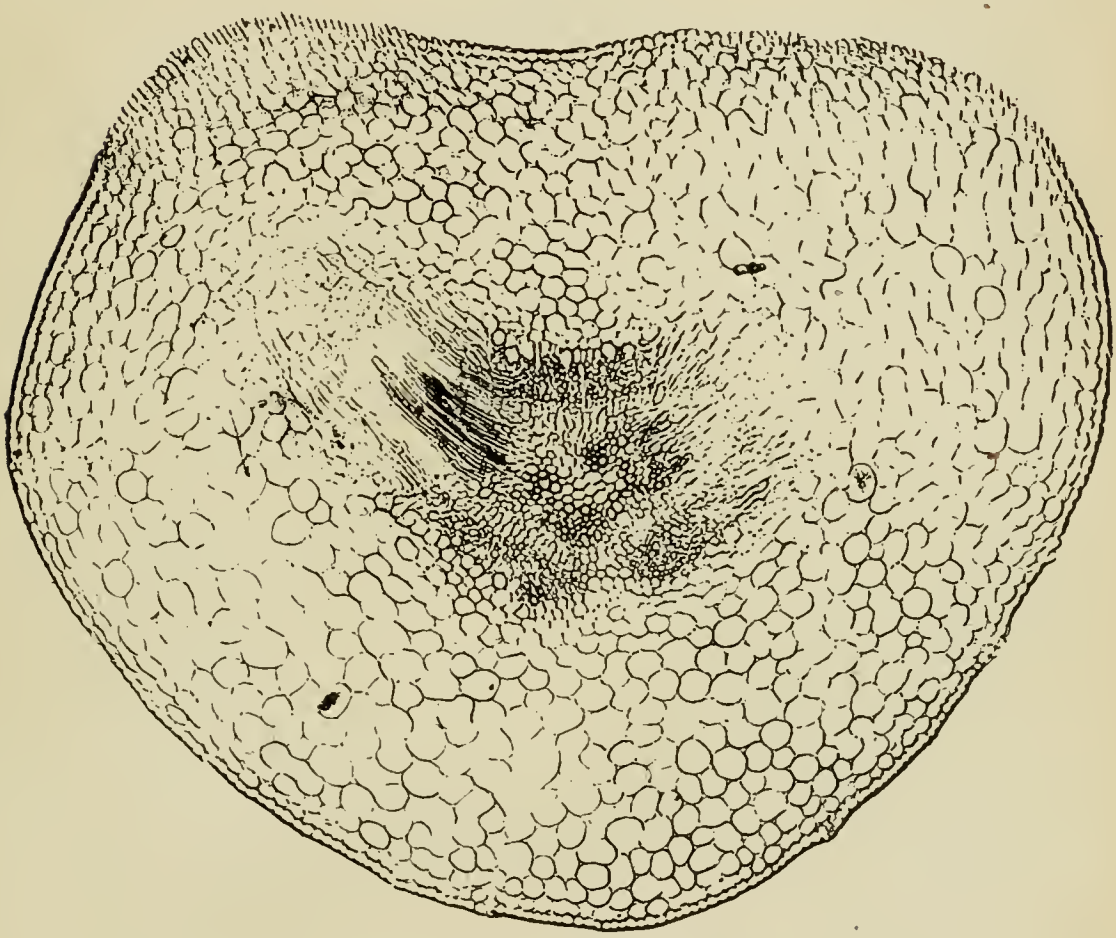


T. V. *Ervum lens.* — Hypocotyle.

Comment se fait, dans l'hypocotyle, le passage de l'orientation centrifuge du bois à l'orientation centripète ? Comment se comportent les formations centripètes observées dans la tige ?

Pour répondre à cette question, suivons du haut en bas de l'hypocotyle le groupe *centripète centrifuge* f_1. On constate bientôt que la différenciation ne se fait plus aussi nettement

en ordre centripète-centrifuge. De nouveaux éléments apparaissent latéralement ; on arrive à un niveau où, par suite de l'égalité du diamètre des vaisseaux, il est impossible de distinguer dans quel ordre ceux-ci sont apparus. C'est pour

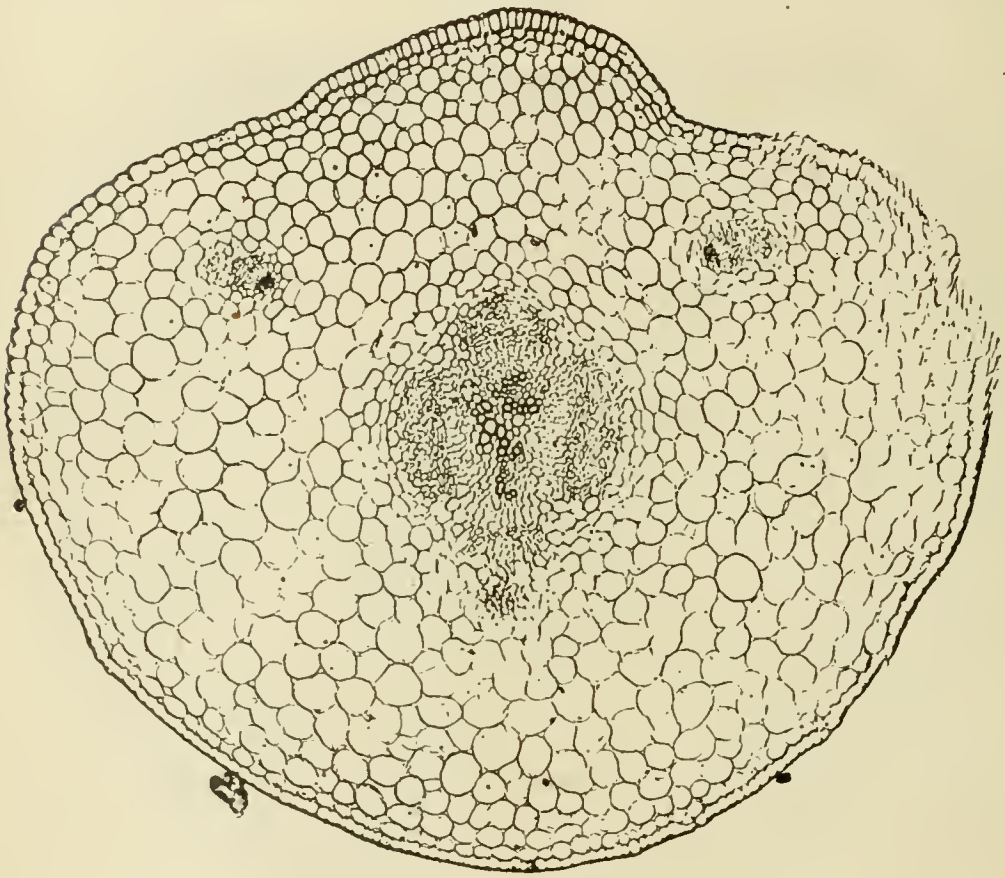


T. VI. *Ervum lens.* — Hypocotyle.

élucider ce point qu'il eût été nécessaire d'étudier le développement à partir de l'embryon lui-même. Plus bas, on assiste progressivement à une différenciation en ordre centripète de plus en plus nette, jusqu'à ce qu'enfin le faisceau prenne l'aspect caractéristique d'un faisceau de racine (T. VII, VI, V).

Ceci pourrait être répété à propos des faisceaux cotylédonaires et des faisceaux R_2, R_3 qui les prolongent.

Entre la base du pétiole cotylédonaire, où l'orientation du bois est encore nettement centrifuge, et le sommet de la racine où elle est nettement centripète, il existe une région où les éléments sont égaux en diamètre et où, à moins d'avoir



T. VII. *Ervum lens.* — Insertion des cotylédons.

suivi le développement avec un très grand soin, il est impossible de dire dans quel ordre la différenciation s'est faite.

L'hypocotyle du Lathyrus *et du* Pisum sativum.

Chez le *Lathyrus* et le *Pisum*, la structure de l'hypocotyle est un peu plus compliquée (Pl. XXXVIII, III). Cette complication est en relation avec la présence dans le pétiole cotylédonaire de trois faisceaux libéro-ligneux, tandis que chez le *Vicia* et l'*Ervum* il n'y en avait qu'un.

Deux de ces faisceaux, occupant la région médiane du pétiole, sont à peu près d'égale importance ; cependant, l'un est toujours plus puissant que l'autre.

Le 3e, très petit relativement aux deux premiers, suit le bord du pétiole. Il manque d'ailleurs dans certains pétioles.

Interprétation de la structure des plantules des Viciées.

Il résulte de l'étude précédente que les quatre genres *Vicia*, *Ervum*, *Lathyrus*, *Pisum*, présentent au point de vue anatomique des analogies remarquables. En particulier, les caractères de l'hypocotyle y sont très constants.

Je me suis surtout attaché jusqu'à présent à décrire aussi exactement que possible les faits observés en les dégageant de toute interprétation. — Je vais maintenant rechercher, parmi les idées qui ont été émises relativement au passage de la tige à la racine, celles qui me paraissent le mieux rendre compte de ces faits, et essayer d'interpréter la présence du bois centripète au-dessus des cotylédons.

D'après Gérard (1), les trois faisceaux de la racine se coupent transversalement. La partie externe de R pénètre dans la tige en subissant une *rotation* de 180° et constitue le faisceau foliaire f_1.

La partie interne de R_1 pénètre aussi dans la tige, mais ne subit pas de rotation ; elle constitue le faisceau centripète opposé à f_1.

Les parties internes de R_2 et R_3 se comportent comme la partie interne de R_1 et forment par leur union le faisceau centripète opposé à f_2 (Pl. XXXVIII).

Les parties externes de ces faisceaux pénètrent dans les cotylédons en subissant une rotation de 180°.

(1) *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. des Sc. naturelles, Botanique, VIIe série, t. II, 1880, p. 345-354).

Mlle Goldschmidt (1) explique aussi que l'axe hypocotylé est le siège d'une rotation anatomique.

Enfin cette théorie de la rotation des faisceaux, adoptée par Van Tieghem (2), est devenue classique.

Or ce terme de rotation laisse supposer que dans une série de coupes à travers l'axe hypocotylé, la figure d'un faisceau se conserve la même, l'orientation seule de ce faisceau changeant d'une coupe à l'autre.

Un coup d'œil jeté sur les figures suffit pour montrer que cela n'a pas lieu.

Quel sens faut-il donc attribuer à ce terme de rotation ?

Même si on convient qu'il n'exprime que deux orientations extrêmes du faisceau, son emploi entraîne encore cette conséquence que le faisceau cotylédonaire ou foliaire centrifuge, et le faisceau centripète qui lui fait suite sont une seule et même formation. Il est difficile d'admettre ceci après les travaux de M. Dangeard et ceux plus récents de Chauveaud.

M. Dangeard (3), comparant les formes végétales, depuis les plus simples jusqu'à celles des Angiospermes, a été conduit à considérer la plante supérieure comme formée par la réunion d'individualités toutes semblables entre elles, les feuilles, et à interpréter la racine comme une tige privée de la partie appendiculaire de ses parties constituantes (phytons). Cette théorie, dont on trouve le germe dans un ouvrage de Gaudichaud, conduit tout naturellement à étudier les *rapports* que présentent entre eux les appareils conducteurs des diverses individualités foliaires.

En particulier, dans une plantule, on aura à envisager d'abord les rapports des faisceaux cotylédonaires avec ceux de la racine ; puis les rapports avec les faisceaux de la racine, de ceux qui viennent de la 1re feuille, etc.

(1) *Loc. cit.*

(2) *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 780.

(3) Dangeard : *Recherches de morphologie et d'anatomie végétales* (le Botaniste, 1re série, p. 175).

M. Dangeard (1) a montré sur de nombreux exemples que le raccord des tissus conducteurs des cotylédons et des 1res feuilles avec ceux de la racine explique les aspects multiples décrits par Gérard dans le passage de l'orientation centripète du bois à l'orientation centrifuge.

Les considérations précédentes s'appliquent parfaitement au cas des Viciées. Bien que celles-ci présentent par leurs formations centripètes une exception au mode général d'union de la racine et de la tige décrit par Dangeard, leur hypocotyle apparaît comme une région de raccord, qu'il serait vain de vouloir délimiter nettement, région dans laquelle les faisceaux des cotylédons et des 1res feuilles viennent se mettre en contact avec ceux de la racine, et assurer la continuité du système conducteur dans la plante.

Le bois centripète que l'on rencontre chez les Viciées au-dessus des cotylédons doit-il être considéré, ainsi que le fait Gérard, comme un résidu des faisceaux de la racine qui a pénétré dans la tige ? Cela n'a pas de sens pour qui adopte la théorie dont je viens d'esquisser les grandes lignes.

Ceux qui la nient sont-ils fondés pour cela à dire que la racine se poursuit dans la tige jusqu'à un certain niveau ?

Je vais essayer de répondre à cette question.

Dans ces dernières années, de nombreux travaux sur l'anatomie des plantules ont révélé l'existence de formations ligneuses centripètes dans des régions où on était loin de les soupçonner.

Hill (2) a observé à la base du cotylédon de nombreuses Pipéracées une disposition alterne des éléments libéro-ligneux et un développement centripète du bois. Au sommet du cotylédon, au contraire, les éléments libériens et ligneux sont superposés; la différenciation du bois se fait en ordre

(1) *Recherches sur le mode d'union de la racine à la tige chez les Dicotylédones* (le Botaniste, 1re série, p. 75).

(2) Hill: *On the seedling structure of certain Piperales* (Annals of Botany, vol. XX, no LXXVIII, avril 1906).

centrifuge. — Hill explique le changement d'orientation par une rotation de 180°.

Chauveaud (1) a étudié avec grand soin et exposé avec beaucoup de clarté le passage de la disposition alterne à la disposition superposée du bois et du liber dans la racine. — Il a montré que le développement complet de l'appareil vasculaire dans une racine se fait dans l'ordre suivant :

1° Vaisseaux centripètes alternes aux tubes criblés (structure primaire).

2° Vaisseaux intermédiaires situés de part et d'autre des derniers vaisseaux centripètes (structure intermédiaire).

3° Vaisseaux centrifuges superposés aux tubes criblés (structure secondaire).

Suivant ensuite chez le radis, l'oignon, quelques labiées (2), etc., ce développement de la base au sommet d'un cotylédon, il assiste à une réduction progressive des deux premières phases, la dernière étant réalisée d'emblée au sommet du cotylédon, par suite d'une accélération dans le développement. Pour la même raison, cette dernière phase est la seule observable dès la base de la 1re feuille. M. Chauveaud déduit de là que les premiers vaisseaux qui se différencient en ordre centrifuge dans une feuille ne sont pas primaires au même titre que les premiers vaisseaux centripètes de la racine.

Ainsi, d'une part, le cas des Viciées n'est pas absolument isolé chez les Phanérogames.

(1) Chauveaud : *Sur la structure des plantes vasculaires* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 14 janvier 1901). — *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'oignon* (Bull. du Muséum d'H N., 1902, t. VIII, p. 52). — *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart* (Bull. du Muséum, 1901, t VII, p. 124).

(2) Chauveaud : *Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 21 mars 1904, t. CXXXVIII p. 770).

D'autre part, de la succession des états décrits par Chauveaud, je crois qu'il faut conclure ce qui suit :

Dans l'évolution de la plante, les formations centripètes ont précédé les formations centrifuges, puis ces formations ont coexisté, elles coexistent encore dans la racine, tandis que les formations centrifuges seules se sont maintenues dans la tige.

L'étude des cryptogames vasculaires actuelles et fossiles autorise et confirme ces considérations.

On ne trouve dans Mlle Goldschmidt et dans Gérard nulle trace de comparaison entre les Viciées et les Cryptogames vasculaires, comparaison qui cependant s'impose si l'on cherche à interpréter la présence du bois centripète dans la tige des Viciées.

On sait, en effet, que les formations ligneuses centripètes, qui sont exceptionnelles dans la tige des Phanérogames, se rencontrent régulièrement dans celle des Cryptogames vasculaires.

Les tiges de nombreuses Lycopodinées (1) (*Selaginella*, *Lycopodium*, etc.) ont une structure anatomique rappelant tout à fait celle d'une racine.

Mais il y a mieux encore. Chez des végétaux fossiles voisins des Lycopodinées actuelles : les Sigillaires, les *Poroxylon*, les *Sphenophyllum*, on trouve superposées les formations ligneuses centripètes caractéristiques des Cryptogames vasculaires et les formations centrifuges caractéristiques des Phanérogames (2).

Enfin, cette structure diploxylée est conservée actuellement dans les feuilles des *Cycas*.

Pour ces diverses raisons, il ne me paraît pas juste de considérer les formations centripètes comme caractéristiques de la racine.

(1) Dangeard : *Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires* (le Botaniste, 1re série, p. 211).

(2) Renault : *Traité de botanique fossile*.

Je crois qu'il faut envisager le bois centripète des Viciées, non pas comme un résidu radiculaire, mais comme un souvenir des formations centripètes qui existaient chez les formes antérieures.

Cette interprétation conviendrait naturellement aux autres cas dans lesquels on a signalé l'existence de bois centripète dans les cotylédons.

REMARQUES AU SUJET DU TRAVAIL PRÉCÉDENT

Par P.-A. DANGEARD

Ce travail a été fait sous notre direction, pendant que nous étions encore professeur à la Faculté des sciences de Poitiers; sa publication a été retardée jusqu'ici, l'auteur, M. Tourneux, ayant dû orienter sa carrière du côté des sciences chimiques.

Nous avons cru devoir imprimer ici ce mémoire, bien que le *Botaniste* soit uniquement destiné à la publication de nos propres recherches : la question du bois centripète touche, en effet, à un point d'anatomie végétale qui nous tient particulièrement à cœur.

Nous avons indiqué autrefois le mode d'apparition des divers organes de la plante aux dépens les uns des autres ; la racine a pris naissance aux dépens de la tige des Cryptogames vasculaires ; tige et rhizome avaient alors la même structure, comme la chose existe encore chez les *Psilotum*.

Plus tard, chez les Diploxylées, le bois centrifuge est apparu dans la tige ; les deux formations ont coexisté pendant quelque temps, puis il y a eu disparition progressive du bois centrifuge ; on sait qu'il en reste encore des traces dans les feuilles de *Cycas*.

Or, selon nous, la plantule des Monocotylédones, et surtout celle des Dicotylédones, a conservé des caractères ancestraux très nets ; autrefois, le bois centrifuge de la tige se continuait directement avec celui de la racine ; mais alors que, plus tard, il a disparu complètement dans la tige ordinaire et les rameaux, des traces ont persisté dans les cotylédons et l'axe hypocotylé. C'est là l'unique explication logique du caractère de la plantule des Viciées, et nous serions

bien aise d'avoir sur ce point l'avis de ceux qui enseignent encore la théorie de la rotation des faisceaux dans l'axe hypocotylé.

Ce sont les raisons pour lesquelles nous avions indiqué ce sujet d'études ; nous espérions que l'auteur pourrait étendre ses investigations à de nombreuses plantules ; nous prévoyions de ce côté de nombreuses découvertes ; la partie théorique offrait un intérêt considérable.

Il est regrettable pour la science botanique que l'auteur, M. Tourneux, qui montrait des dispositions très remarquables pour les recherches d'anatomie végétale, se soit trouvé obligé d'abandonner cette voie ; elle fournira, nous en sommes certain, à celui qui reprendra cette étude de la plantule dans les diverses familles de Gymnospermes et d'Angiospermes, une mine très riche d'observations intéressantes, et des données sérieuses sur l'évolution de ces groupes et leur point de contact avec les Ptéridophytes.

Poitiers. — Société française d'Imprimerie

a

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les planches représentant des détails histologiques ont été dessinées à la chambre claire, avec un apochromatique Zeiss ; elles ont subi une légère réduction pour la photogravure ; les dimensions exactes des éléments ou des cellules sont en général indiquées dans le texte.

PLANCHE I

Amœba limax v^té^ α.

Fig. 1, 2, 3. — Forme ordinaire de l'espèce : formation de la vacuole contractile.

Fig. 4, 5, 6. — Déformation du corps.

Fig. 7. — Bactéries à l'intérieur des vacuoles nutritives.

Fig. 8-10. — Individus à deux noyaux.

Fig. 11-12. — Aspect anormal d'un individu.

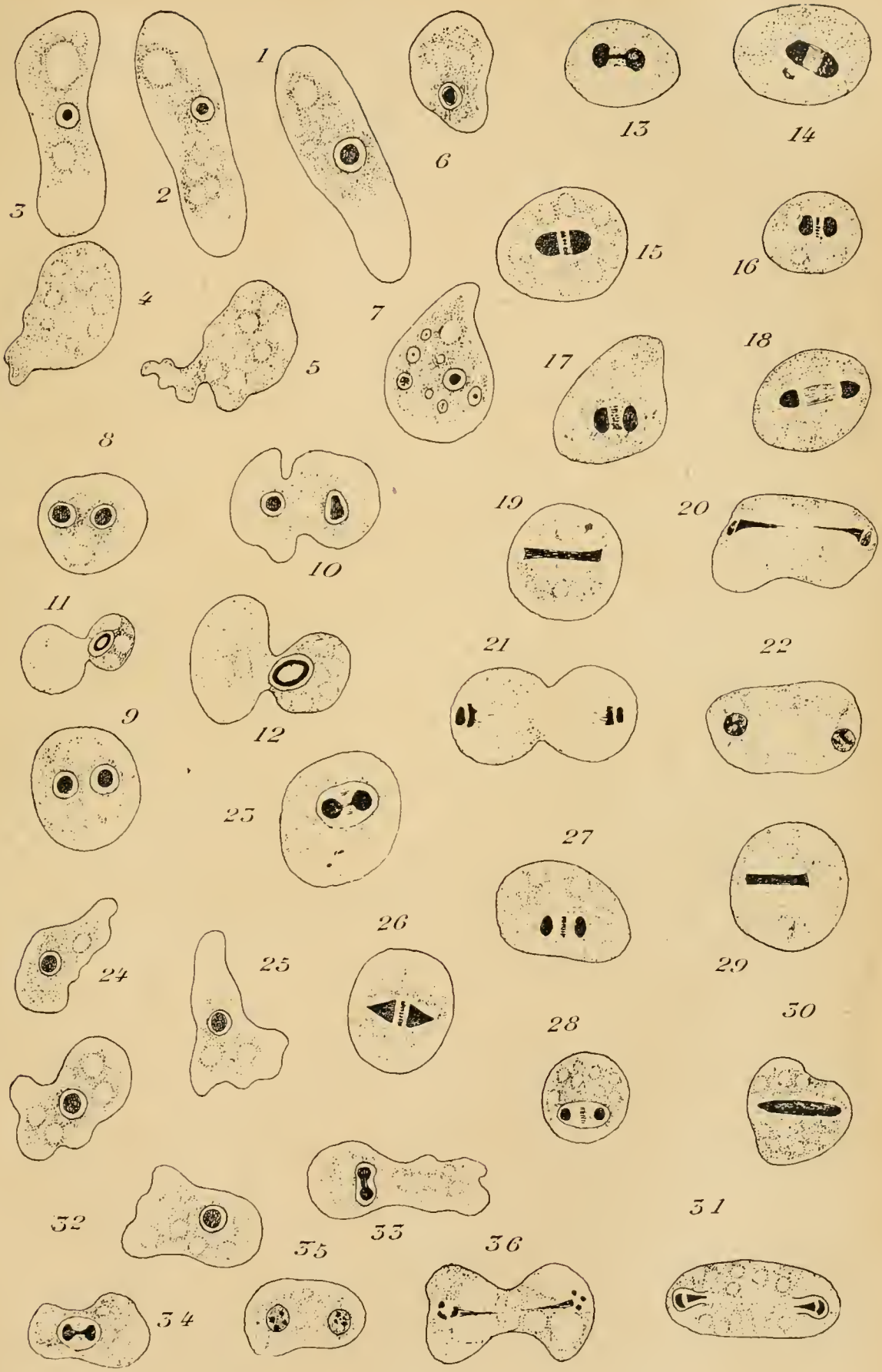
Fig. 13-16. — Division du noyau de la prophase au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 17-22. — Division du noyau après bipartition des chromosomes jusqu'au dernier stade de l'anaphase.

Fig. 23. — Division du nucléole et apparition des chromosomes.

Fig. 24-31. — Développement d'une forme plus petite présentant exactement les mêmes stades de division nucléaire.

Fig. 32-36. — Autre forme dans laquelle la chromatine se séparait en plusieurs fragments au stade de l'anaphase.



Amœba limax, variété α.

PLANCHE II

Amœba limax v^té^ γ.

Fig. 1-8. — L'aspect ordinaire des individus.

Fig. 9-14. — Déformations successives du corps dans l'espace d'une minute.

Fig. 15-18. — Structure annulaire du nucléole.

Fig. 19-20. — Stade de la plaque équatoriale et anaphase.

Fig. 21. — Un kyste ; le nucléole a conservé sa structure annulaire.

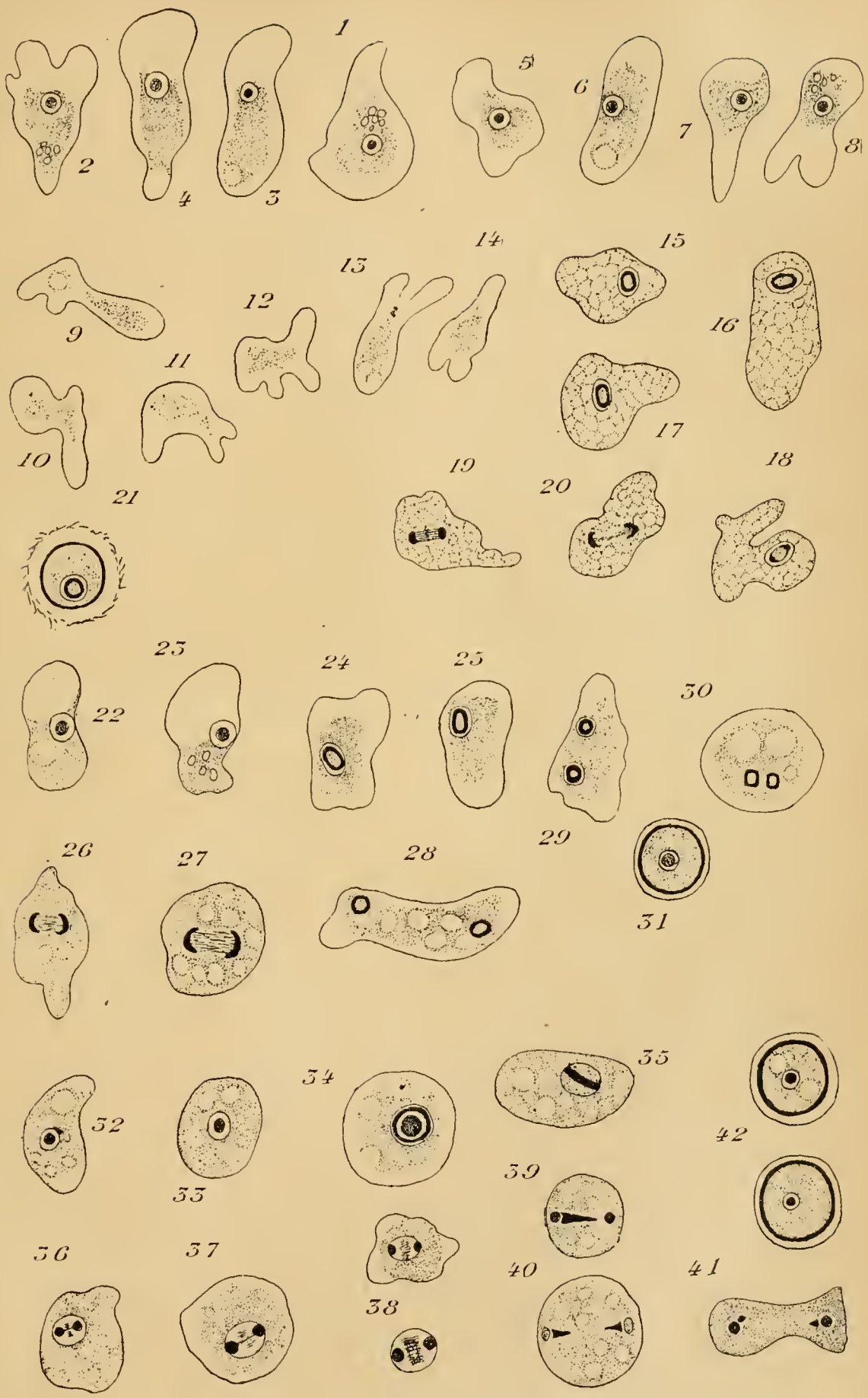
Amœba limax v^té^ δ.

Fig. 22-31. — Dans cette variété, le nucléole possède également la structure annulaire ; mais nous n'avons pas vu de chromosomes lors de la division.

Amœba limax v^té^ β.

Fig. 32-40. — Structure des noyaux et division nucléaire ; les chromosomes se voient nettement au stade de la plaque équatoriale : ils sont fibrillaires.

Fig. 42. — Deux kystes de cette variété.



Amœba limax, variété γ, 1-21 ; variété δ, 22-31 ; variété β, 32-42.

PLANCHE III

Amœba Gleichenii. Duj.

Fig. 1-5. — Aspect ordinaire de l'espèce.

Fig. 6-8. — Trois stades de la téléomitose pendant la bipartition du corps.

Fig. 9-15. — Stades de la prophase lors de l'enkystement ; disparition du nucléole et différenciation des chromosomes.

Fig. 16. — Stade de la plaque équatoriale.

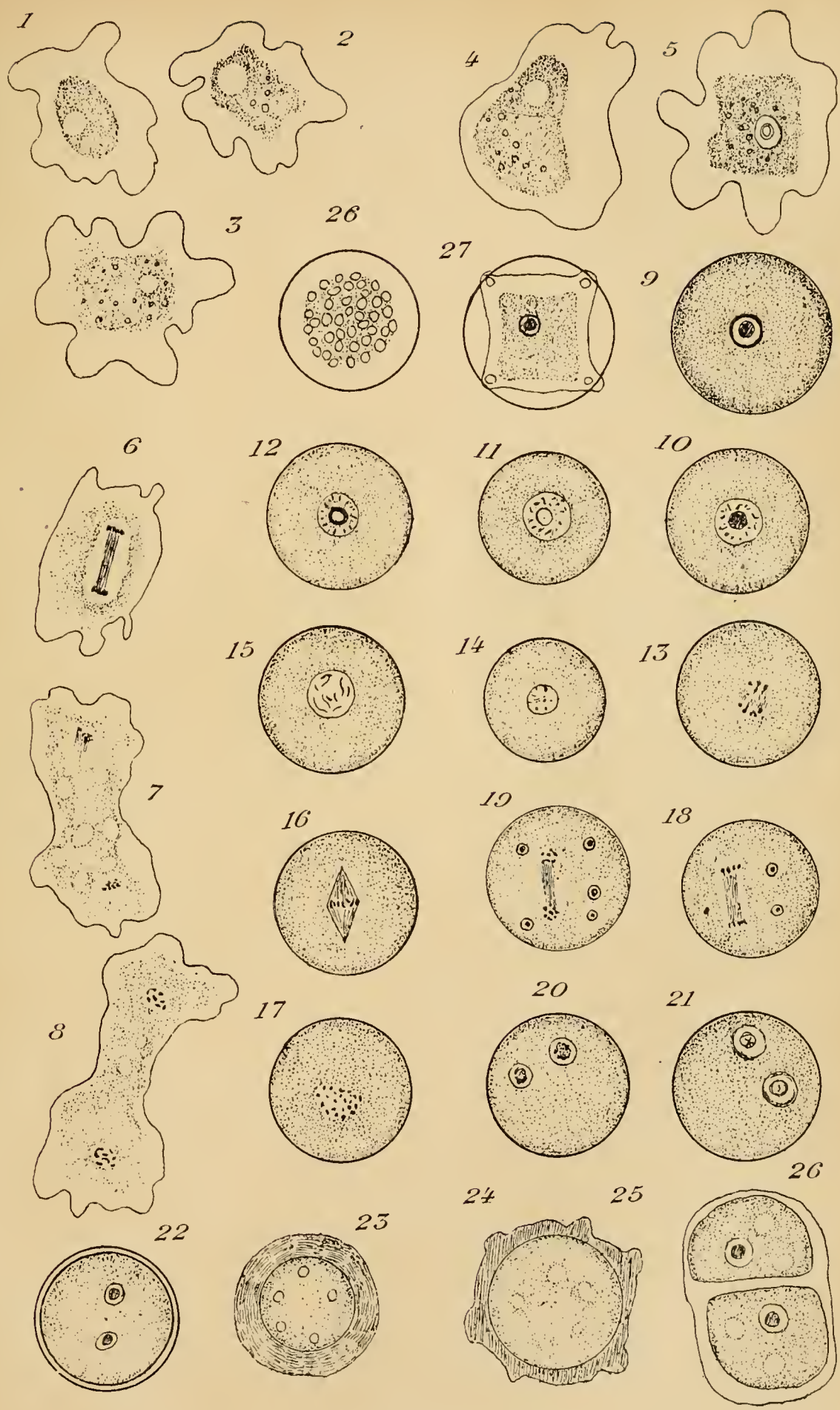
Fig. 17. — Plaque équatoriale vue de face.

Fig. 18-19. — Stade tonnelet ; présence de chromidies dans le kyste.

Fig. 20-22. — Les deux noyaux provenant de la mitose.

Fig. 23-24, 27. — Kystes avec membrane épaissie sous différents aspects.

Fig. 26. — La germination de l'un de ces kystes.



Amœba Gleichenii.

PLANCHE IV

Amœba Chattoni sp. nov.

Fig. 1-9. — Les changements de forme présentés par cette espèce dans l'espace de six à sept minutes.

Fig. 10. — Individu avec son noyau nucléolé.

Fig. 11. — Un stade tonnelet très net avec 4 ou 6 chromosomes.

Fig. 12, 18. — Les stades successifs de l'enkystement ; formation des chromidies et leur disparition dans le kyste mûr.

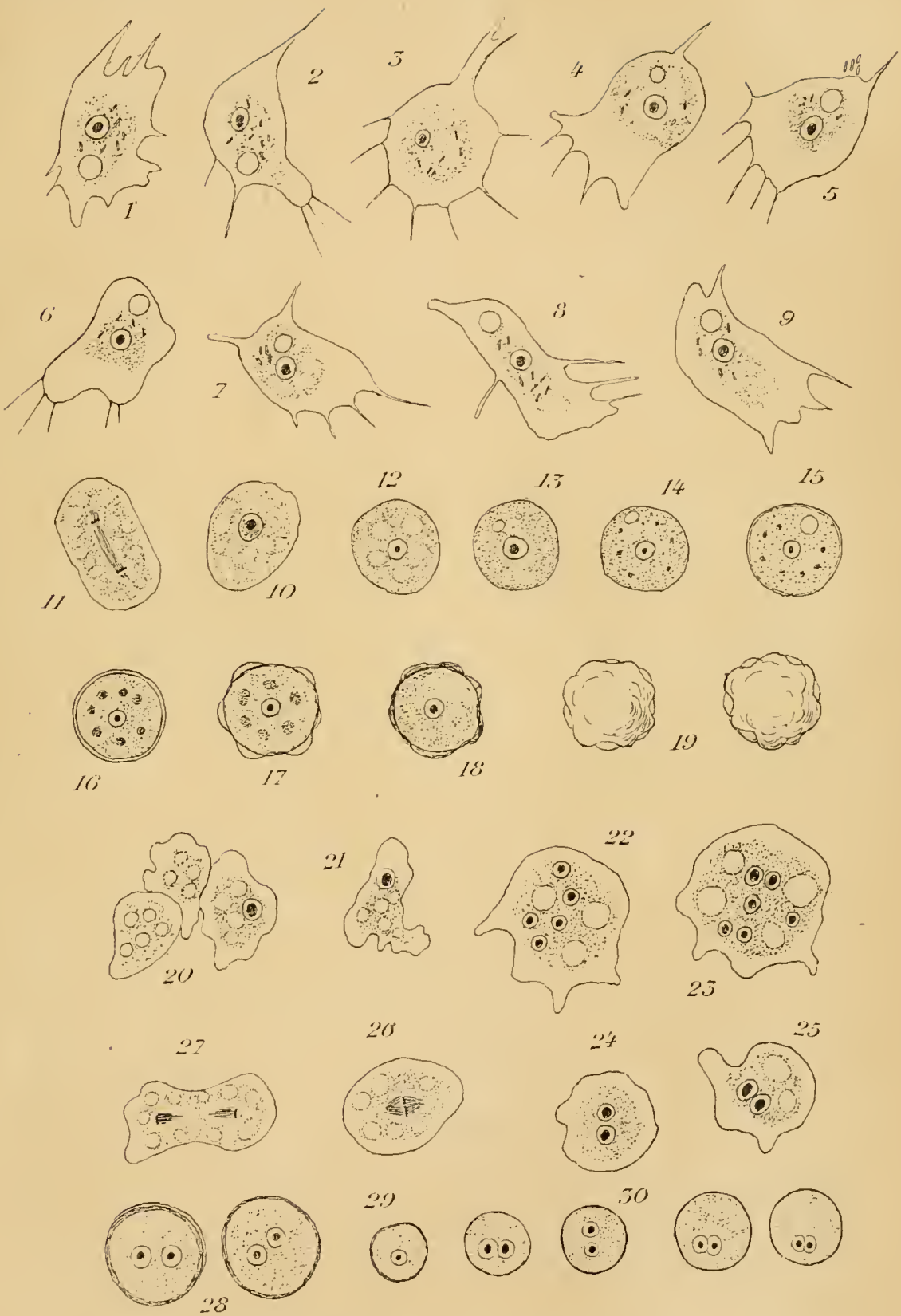
Fig. 19. — Kystes mûrs à surface mamelonnée.

Amœba paradoxa sp. nov.

Fig. 20-25. — Amibes à un ou plusieurs noyaux.

Fig. 26-27. — Stade de la plaque équatoriale et stade tonnelet.

Fig. 28-30. — Kystes à diamètre variable, souvent binucléés.



Amœba Chattoni, 1-19 ; Amœba paradoxa, 20-30.

PLANCHE V

Pelomyxa vorax sp. nov.

Fig. 1. — L'Amibe sous la forme allongée avec son gros noyau compact.

Fig. 2. — Amibe sous la forme arrondie avec quatre très grosses Diatomées.

Fig. 3-5. — Les filaments de l'*Amœbophilus Penardi* sp. nov. fixés à la surface du *Pelomyxa*.

Pelomyxa vorax.

PLANCHE VI

Labyrinthula Zopfii sp. nov.

Fig. 1-4. — Les modifications d'aspect d'une colonie, dans l'espace d'un quart d'heure.

Fig. 5. — Une autre colonie en relation avec les cellules d'un *Chalamydomonas*.

Fig. 6, 7, 8. — Individus isolés ; deux ont ingéré une Chlorelle.

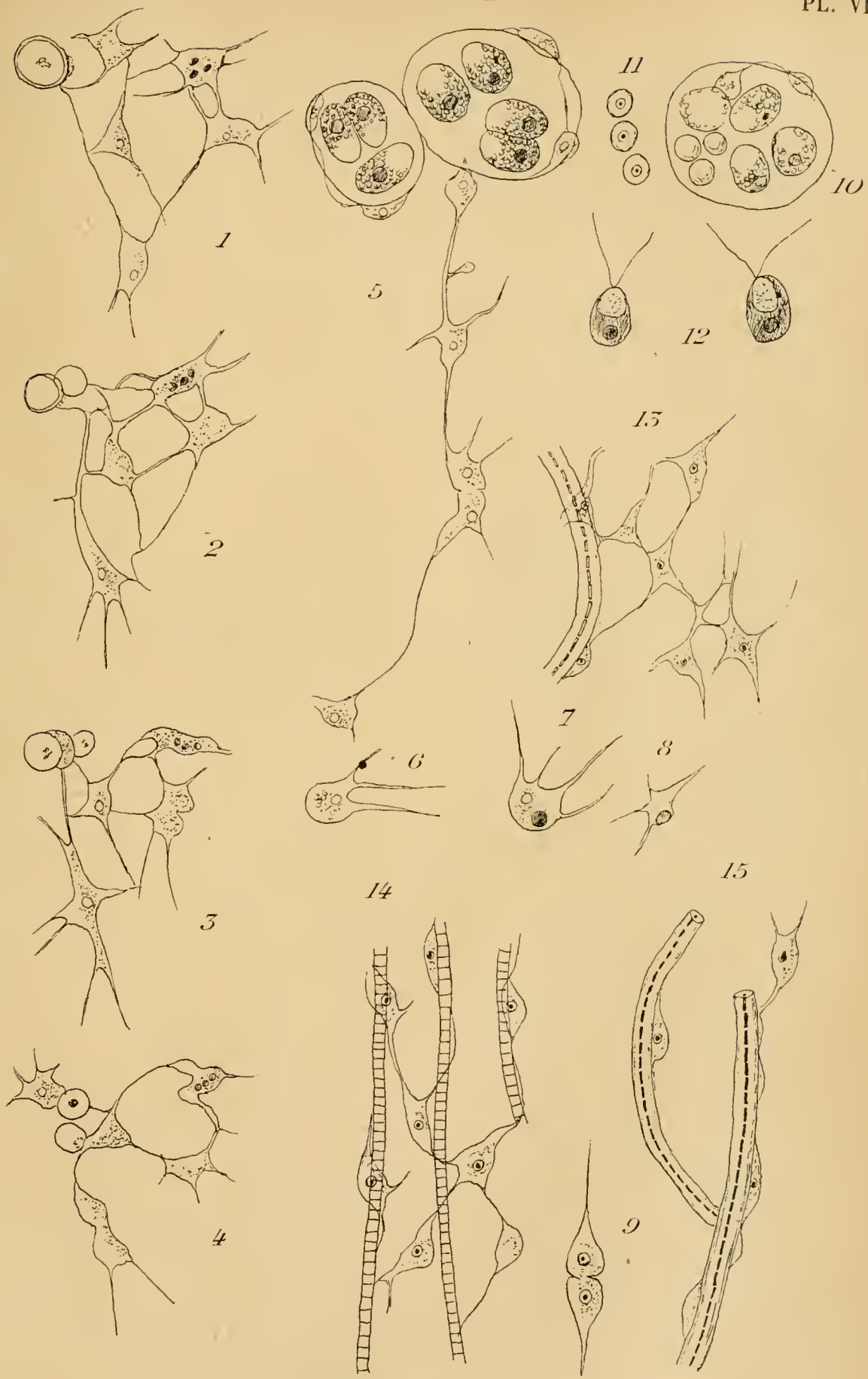
Fig. 9. — La bipartition d'un individu d'une colonie.

Fig. 10. — Sporange de *Chlamydomonas* renfermant à son intérieur des individus enkystés.

Fig. 11. — Kystes avec leur petit noyau nucléolé central.

Fig. 12. — Zoospores du *Chlamydomonas*.

Fig. 13-15. — *Labyrinthula* vivant sur des Bactéries ferrugineuses.



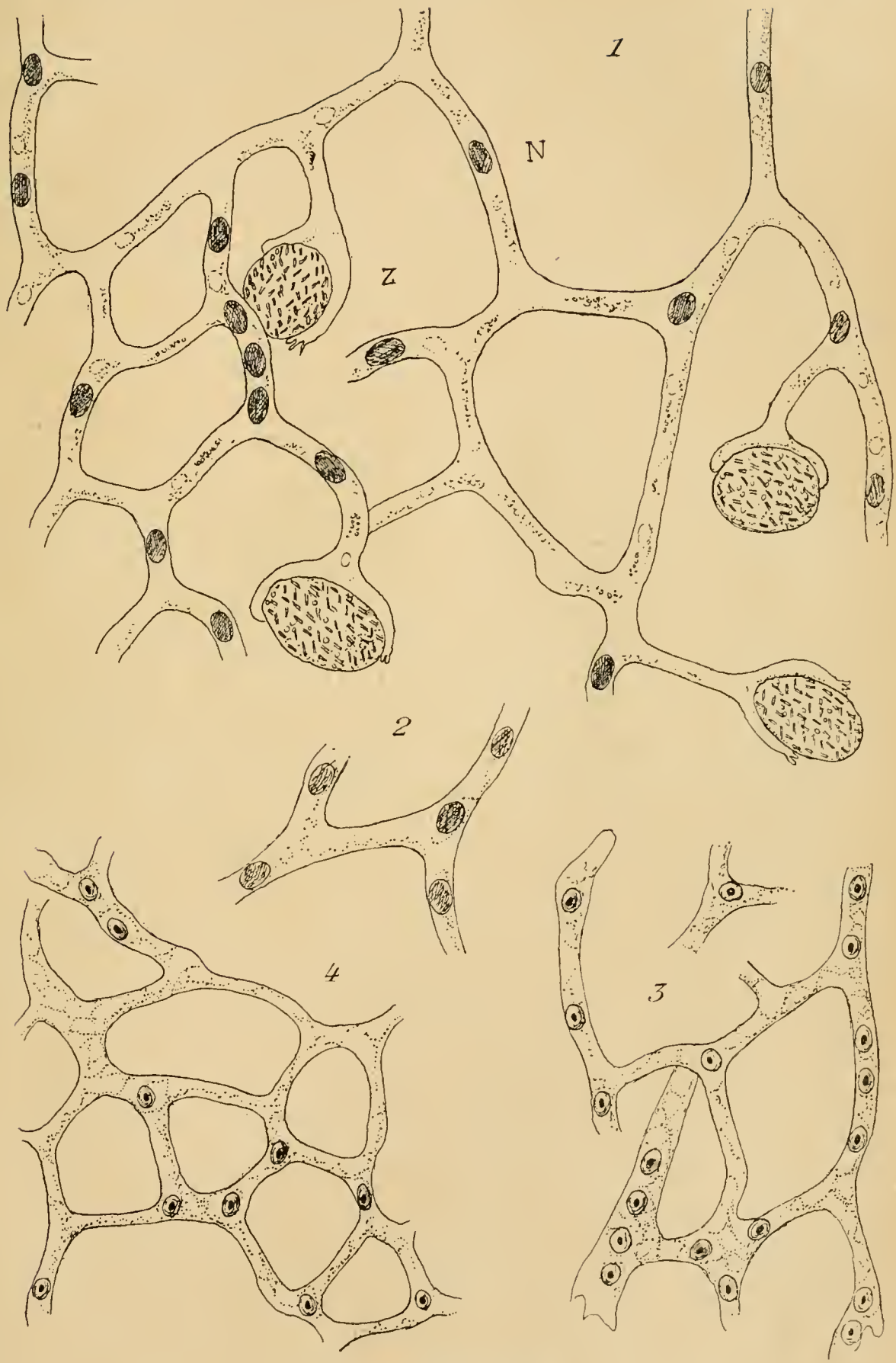
Labyrinthula Zopfii.

PLANCHE VII

Gymnophrydium hyalinum Dang.

Fig. 1-2. — Le réseau de protoplasma et colonies de bactéries servant à la nutrition du rhizopode : noyaux à l'intérieur des filaments.

Fig. 3-4. —Un second individu avec noyaux nucléolés.



Gymnophrydium hyalinum.

PLANCHE VIII

Cochliopodium bilimbosum Auerbach.

Fig. 1-5. — Différents aspects des individus.

Fig. 6-10. — Structure des noyaux.

Fig. 11-12. — Deux stades de la plaque équatoriale.

Fig. 13-14. — Deux stades tonnelet.

Fig. 15. — Les deux plaques chromatiques après leur séparation : l'une se présente de face et l'autre de profil.

Fig. 16. — Les deux plaques chromatiques sont vues de face.

Fig. 17-18. — Individus avec corpuscules brillants en bâtonnets.

Fig. 19. — Membrane granuleuse.

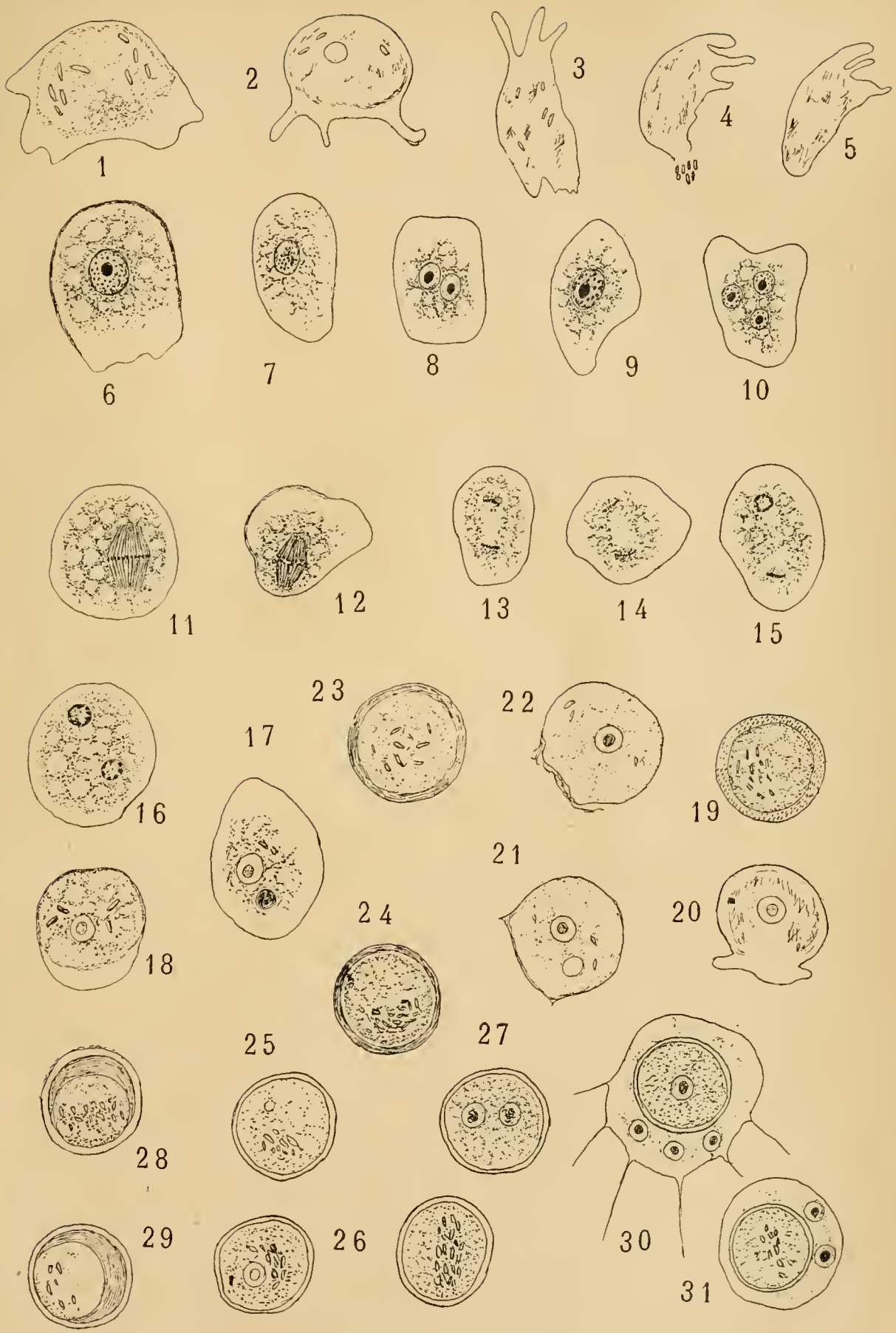
Fig. 20-26. — Les stades successifs de l'enkystement.

Fig. 27. — Un kyste à deux noyaux.

Fig. 28-29. — Le protoplasma des kystes s'est contracté, abandonnant une couche de gélatine à stries concentriques.

Fig. 30. — *Nuclearia delicatula* ayant englobé un kyste de *Cochliopodium.*

Fig. 31. — *Id.*

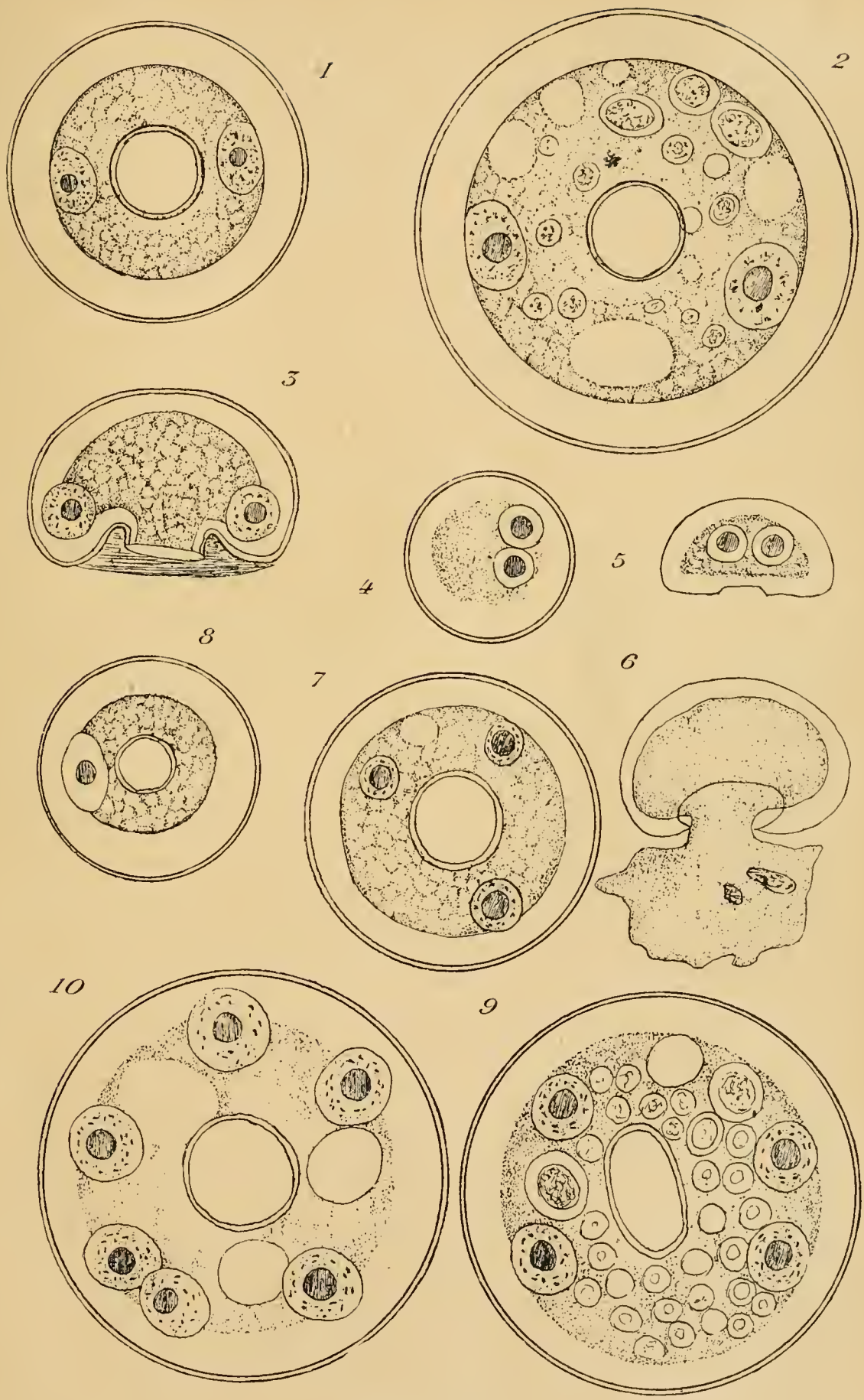


Cochliopodium bilimbosum.

PLANCHE IX

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1. — Individu vu de face avec ses deux noyaux.
Fig. 3. — Individu vu de profil.
Fig. 2. — Individu plus gros, avec nombreuses proies ingérées.
Fig. 4-5. — Une Arcelle de petite taille vue de face et de profil.
Fig. 6. — Une Arcelle avec protoplasme s'étalant au dehors.
Fig. 7 — Individus possédant trois noyaux.
Fig 8. — Individu uninucléé.
Fig. 9. — Individu très gros possédant quatre noyaux et renfermant de nombreuses proies ingérées.
Fig. 10. — Individu ayant six noyaux dans son protoplasme.



Arcella vulgaris.

PLANCHE X

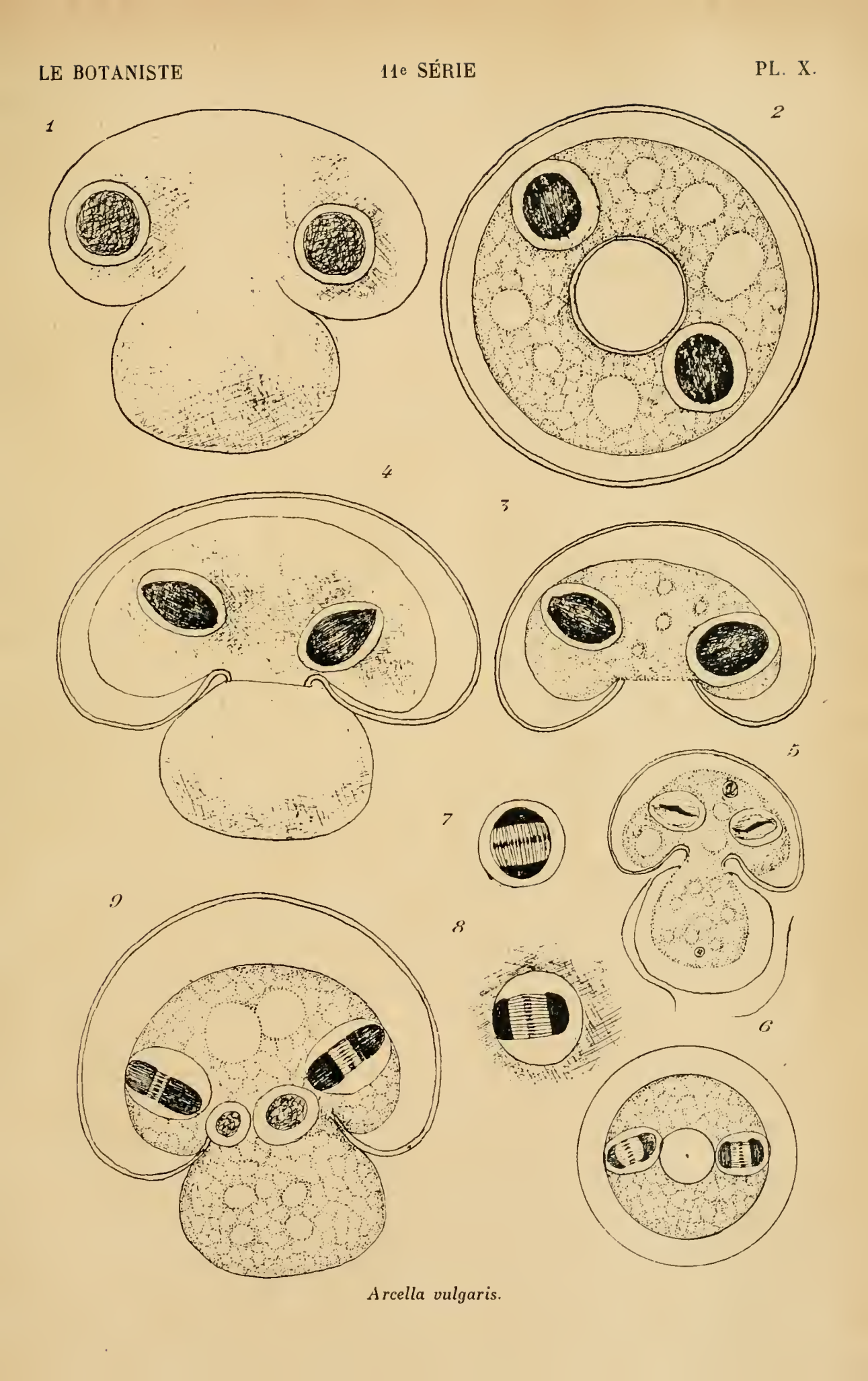
Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-2 — Noyaux à la prophase ; la substance nucléolaire s'est répandue dans le nucléoplasme.

Fig. 3-4-5. — *Id.* ; ces noyaux commencent à s'allonger ; la substance nucléolaire va s'accumuler aux deux pôles.

Fig. 6-8. - Noyaux au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 9. — A ce stade, les noyaux s'orientent de façon à pouvoir envoyer une de leurs moitiés dans le bourgeon.

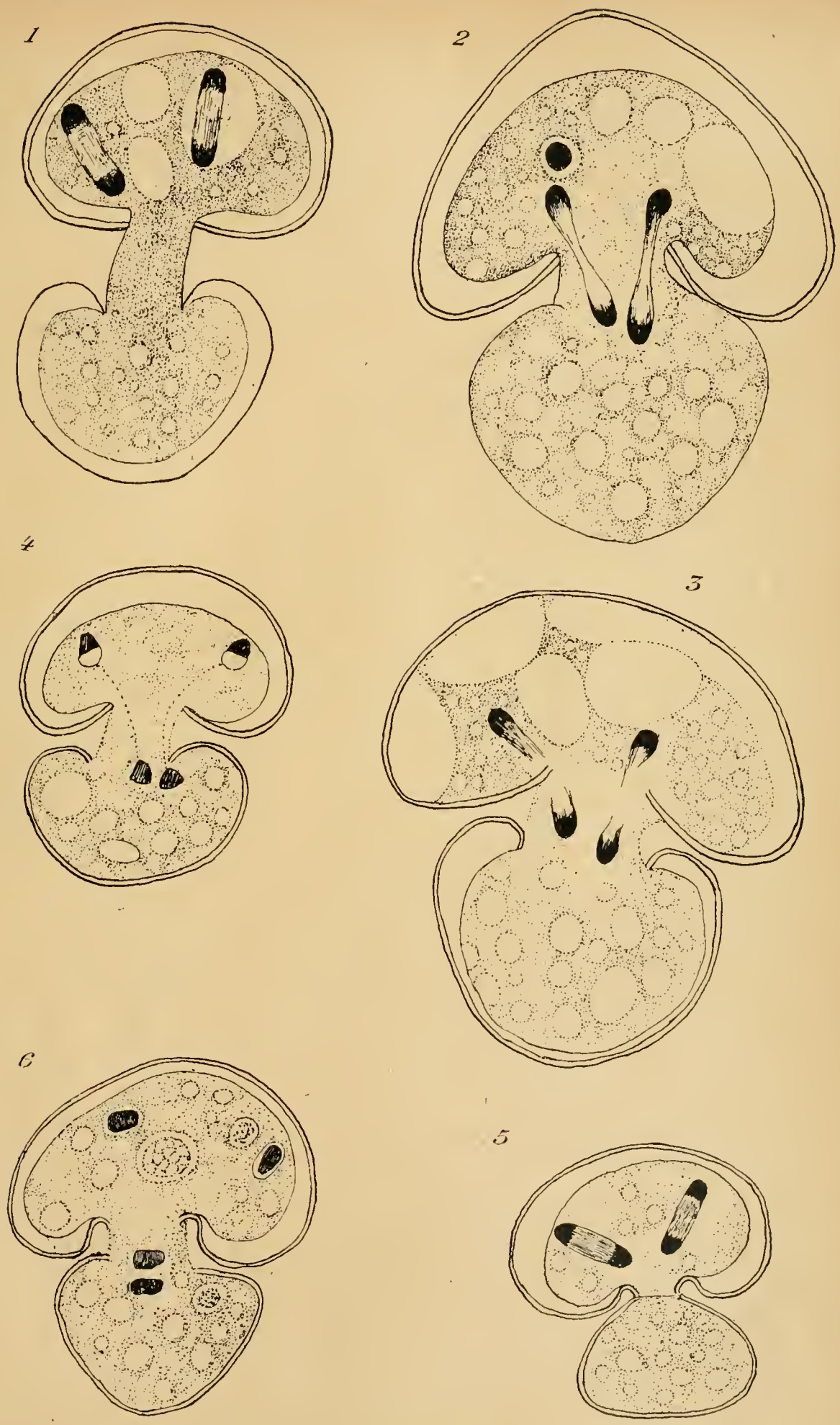


Arcella vulgaris.

PLANCHE XI

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-5. — Stade tonnelet au moment du bourgeonnement.
Fig. 2-3. — La mitose conjuguée des noyaux à l'anaphase.
Fig. 4-6. — Derniers stades de l'anaphase.



Arcella vulgaris.

PLANCHE XII

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-2. — Derniers stades de l'anaphase et reconstitution des nouveaux noyaux dans la cellule-mère et le bourgeon.

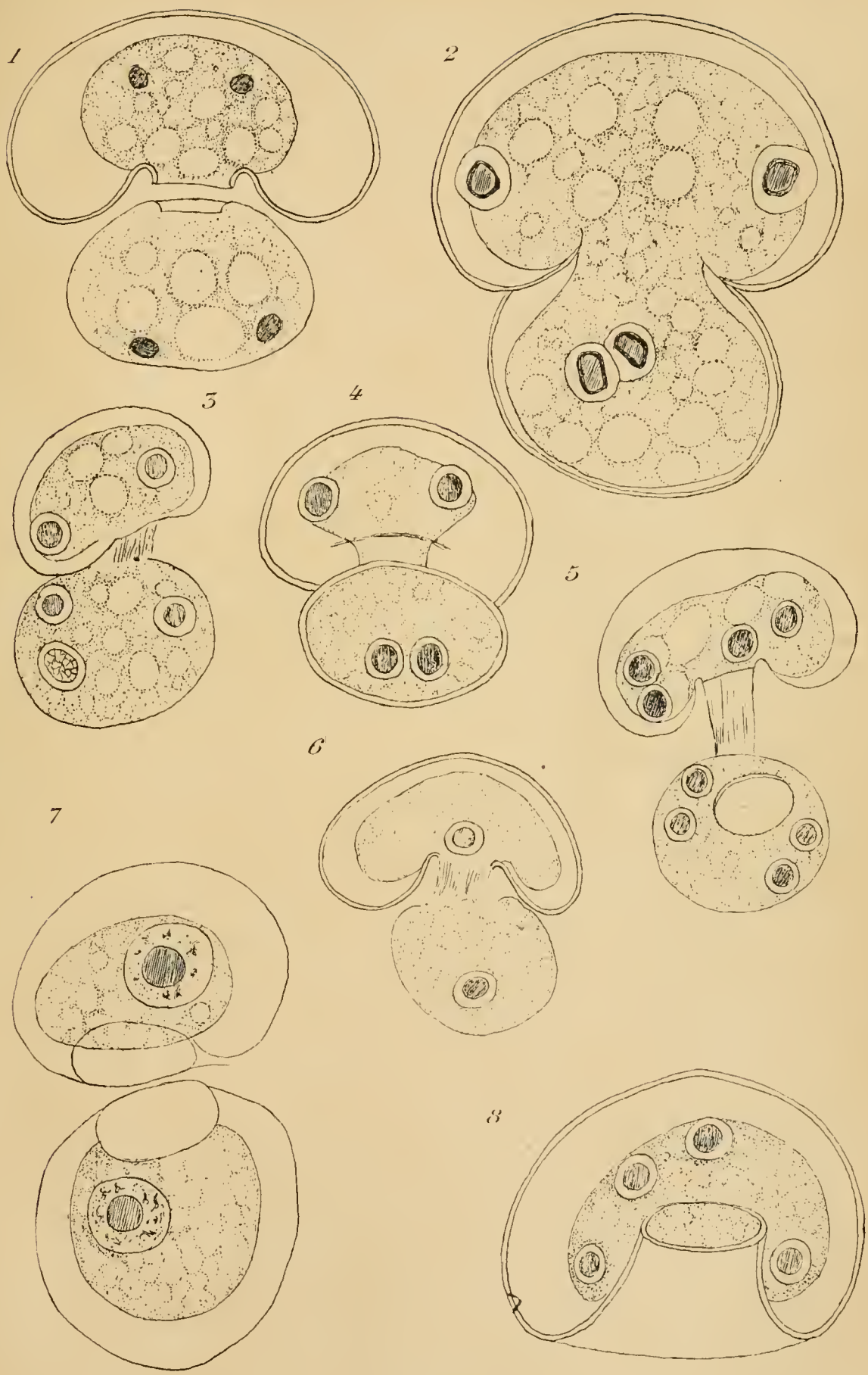
Fig. 3-4. — Les noyaux au moment de la séparation d'avec la cellule-mère.

Fig. 5. — La mitose conjuguée avec une Arcelle à quatre noyaux.

Fig. 6. — Bourgeonnement d'une Arcelle uninucléée.

Fig. 7. — *Id.* à un état plus avancé.

Fig. 8. — Individu de forme anormale possédant quatre noyaux.



Arcella vulgaris.

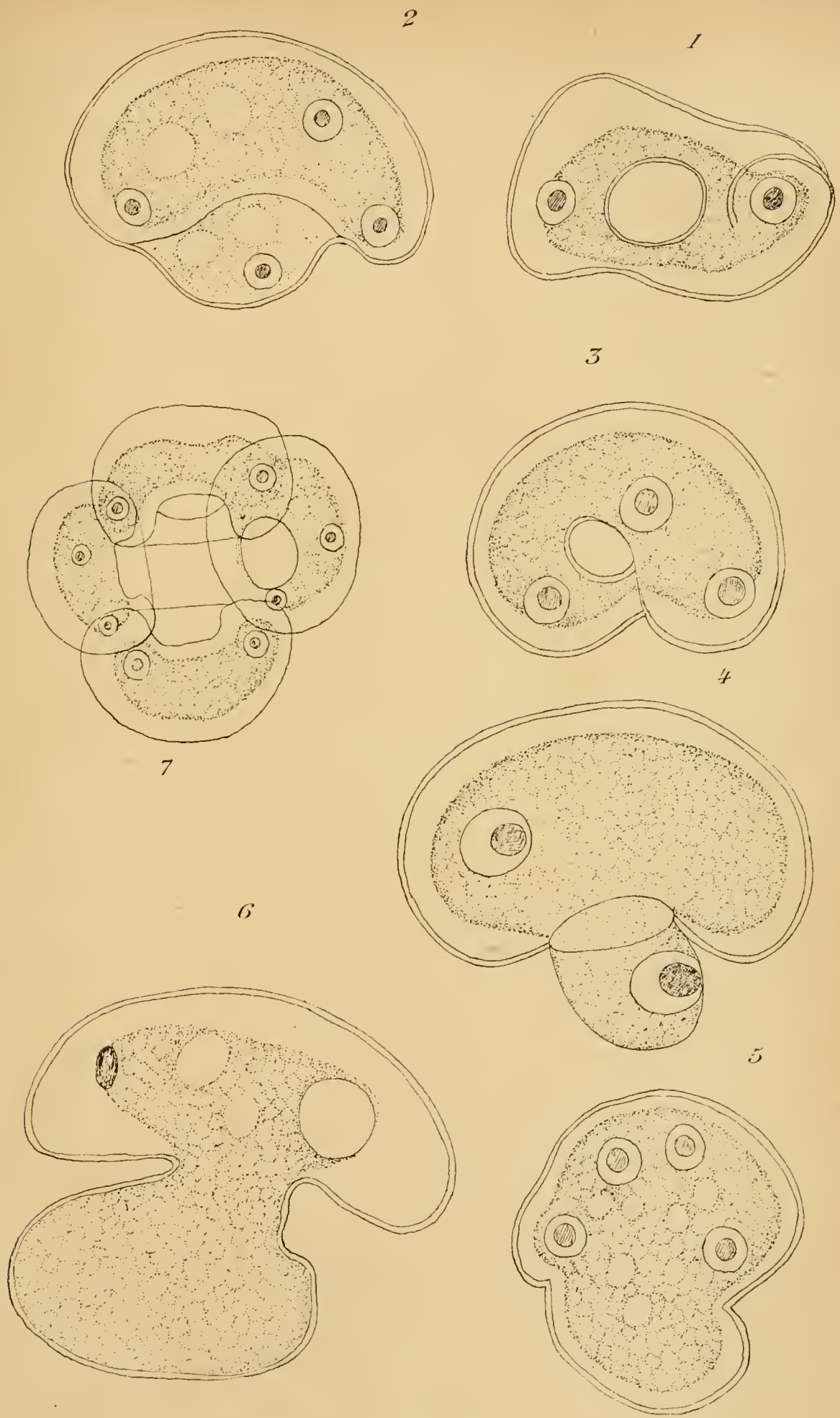
PLANCHE XIII

Arcella vulgaris Ehrb.

Fig. 1-5. — Individus de forme anormale possédant un nombre variable de noyaux.

Fig. 6. — Arcelle avec son bourgeon ; l'un des noyaux est entré en dégénérescence et forme un amas irrégulier de chromatine ; le second noyau dont la structure dans le dessin n'a pas été donnée, à la suite d'une erreur, se trouvait au stade de la prophase.

Fig. 7. — Un des nombreux cas dits de « plasmogamie » qui se rencontrent dans les cultures.



Arcella vulgaris.

PLANCHE XIV

Lecythodytes paradoxus Dang.

Fig. 1-4. — Le *Chromulina Rosanoffii.*

Fig. 5. — La formation des kystes de cette espèce à la surface de l'eau, d'après Woronin.

Fig. 6-9. — Kystes de *Chromulina* avec le parasite.

Fig. 10-11. — Les kystes renferment chacun deux parasites.

Fig. 12-17. — Etat plus avancé du *Lecythodytes* à l'intérieur de la cellule hospitalière.

Fig. 18. — Un kyste de *Chromulina* en bipartition.

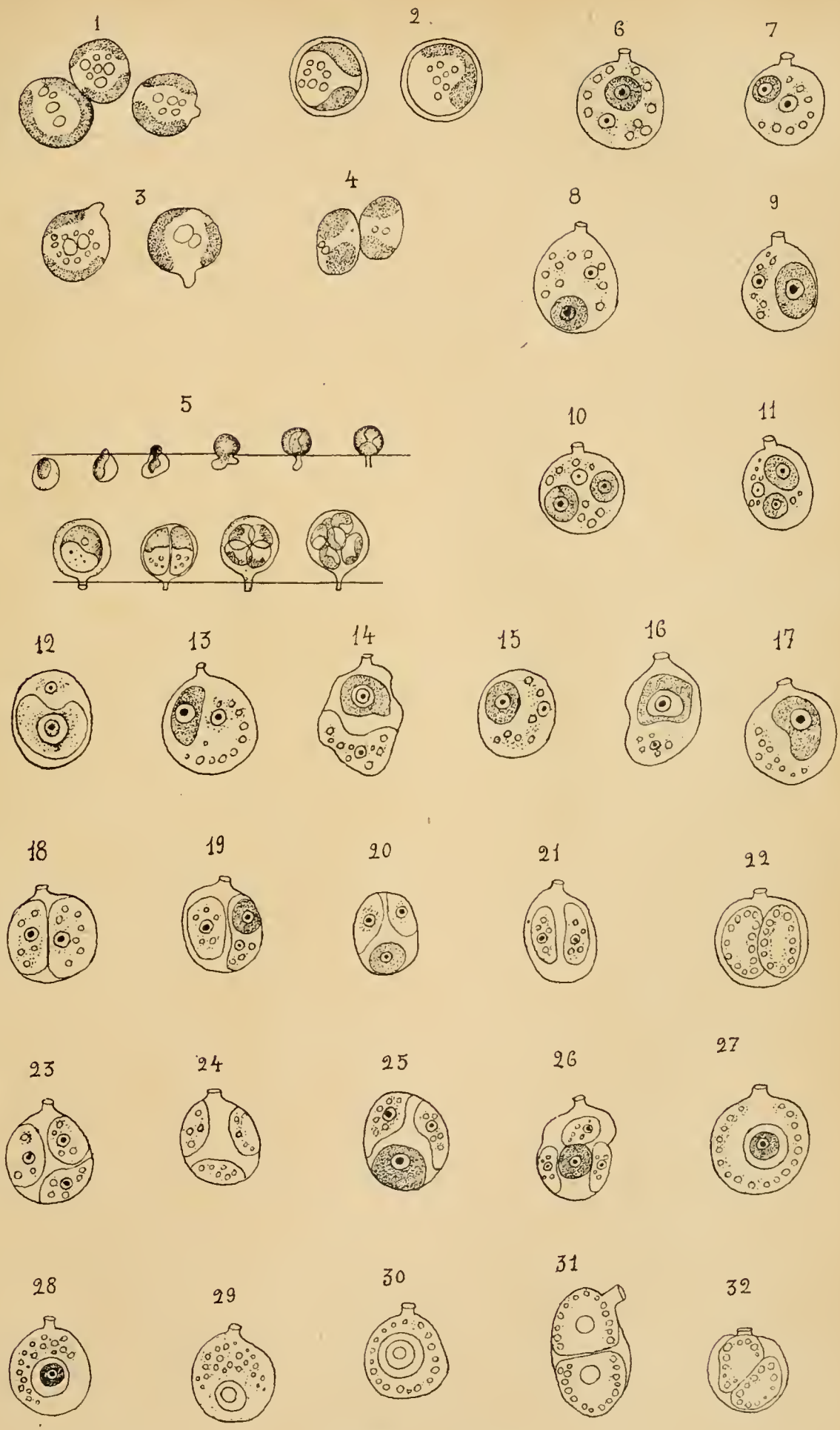
Fig. 19-20. — *Id.*, avec le parasite.

Fig. 22-24. — Kystes de *Chromulina* en bipartition.

Fig. 25-26. — Le parasite à l'intérieur de ces kystes.

Fig. 27-30. — Autres aspects du parasite.

Fig. 31-32. — Le parasite au moment de la sporulation.



Lecythodytes paradoxus.

PLANCHE XV

Lecythodytes paradoxus Dang.

Fig. 1-13. — Le parasite à l'intérieur de la coque du *Chromulina* ; le noyau occupe l'intérieur d'une chambre.

Fig. 14-23. — Les stades successifs de la sporulation.

Fig. 24-28. — Les sporanges plus ou moins déformés avec leurs spores.

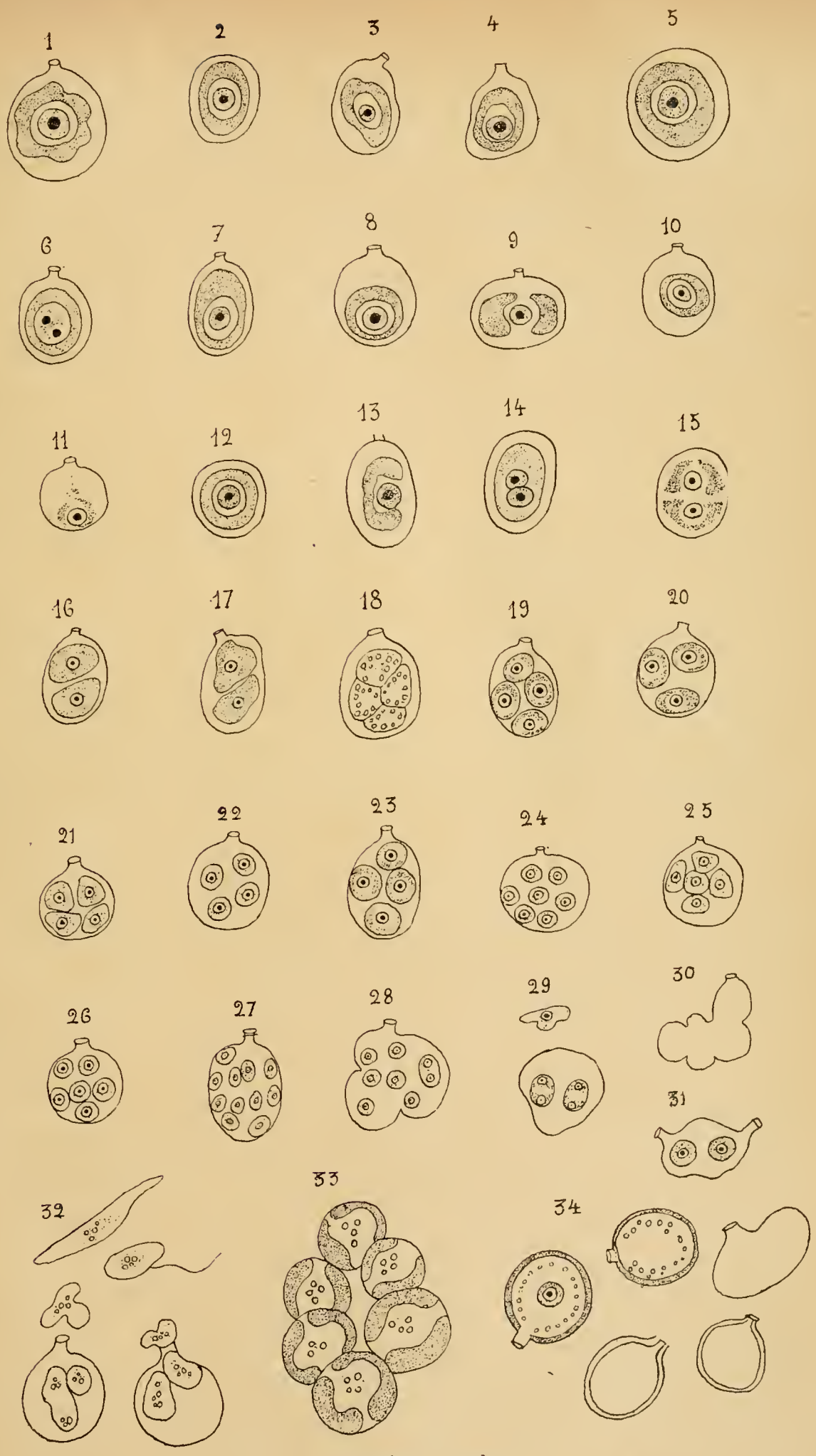
Fig. 29. — Sporange dans lequel deux spores sont binucléées.

Fig. 30. — Sporange très irrégulier.

Fig. 31. — Sporange avec deux ouvertures.

Fig. 32. — Sporange montrant la sortie des zoospores.

Fig. 33. — Chrysomonadinée indéterminée qui a subi également les atteintes du parasite.



Lecythodytes paradoxus.

PLANCHE XVI

Lecythina stercorea Dang.

Fig. 1-6. — Ce rhizopode a une structure identique à celle du *Lecythodytes*, mais il n'est pas parasite ; il vit dans une coque qui lui appartient et ses dimensions sont plus grandes.

Fig. 7-14. — Les divers aspects du noyau avant la division.

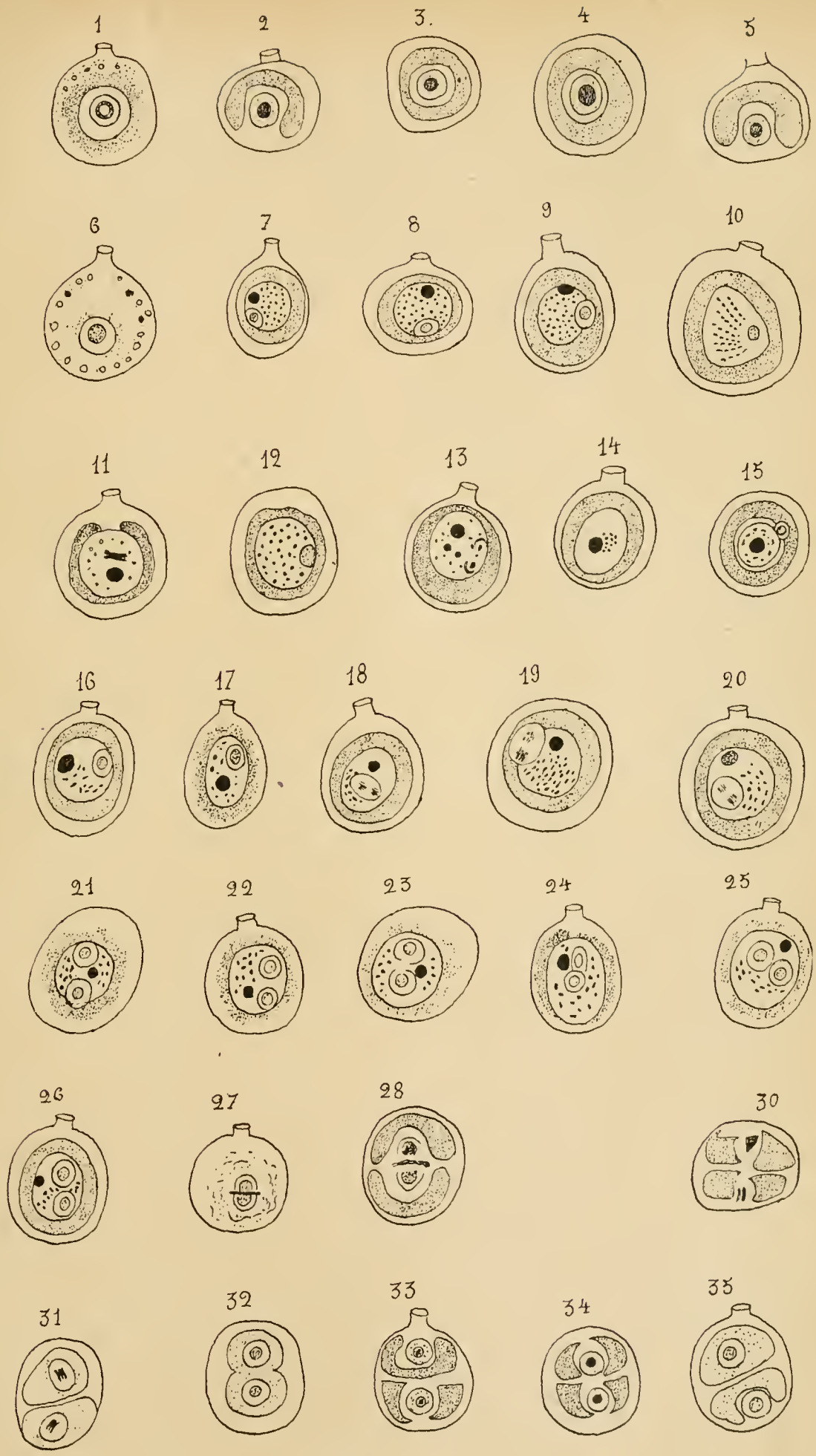
Fig. 15-17. — Le centrosome fait son apparition.

Fig. 18-20. — La bipartition du centrosome ; le noyau contient des granules chromatiques.

Fig. 21-26. — Les deux centrosomes ; disparition graduelle du nucléole ; aspects du noyau.

Fig. 27-28. — Les granules chromatiques se sont réunis en plaque entre les deux centrosomes.

Fig. 30-35. — Reconstitution des nouveaux noyaux et bipartition du protoplasme.



Lecythina stercorea.

PLANCHE XVII

Bodo caudatus (Duj.) Stein.

Fig. 1-5. — Aspect différent des individus ; position du noyau et de la vacuole.

Fig. 6-9. — Ingestion d'une Monadinée au niveau du rostre.

Fig. 10-11. — Préparation du noyau à la division ; un arc chromatique apparaît autour du nucléole.

Fig. 12-14. — L'amas chromatique, coloré en noir, se montre à côté du nucléole.

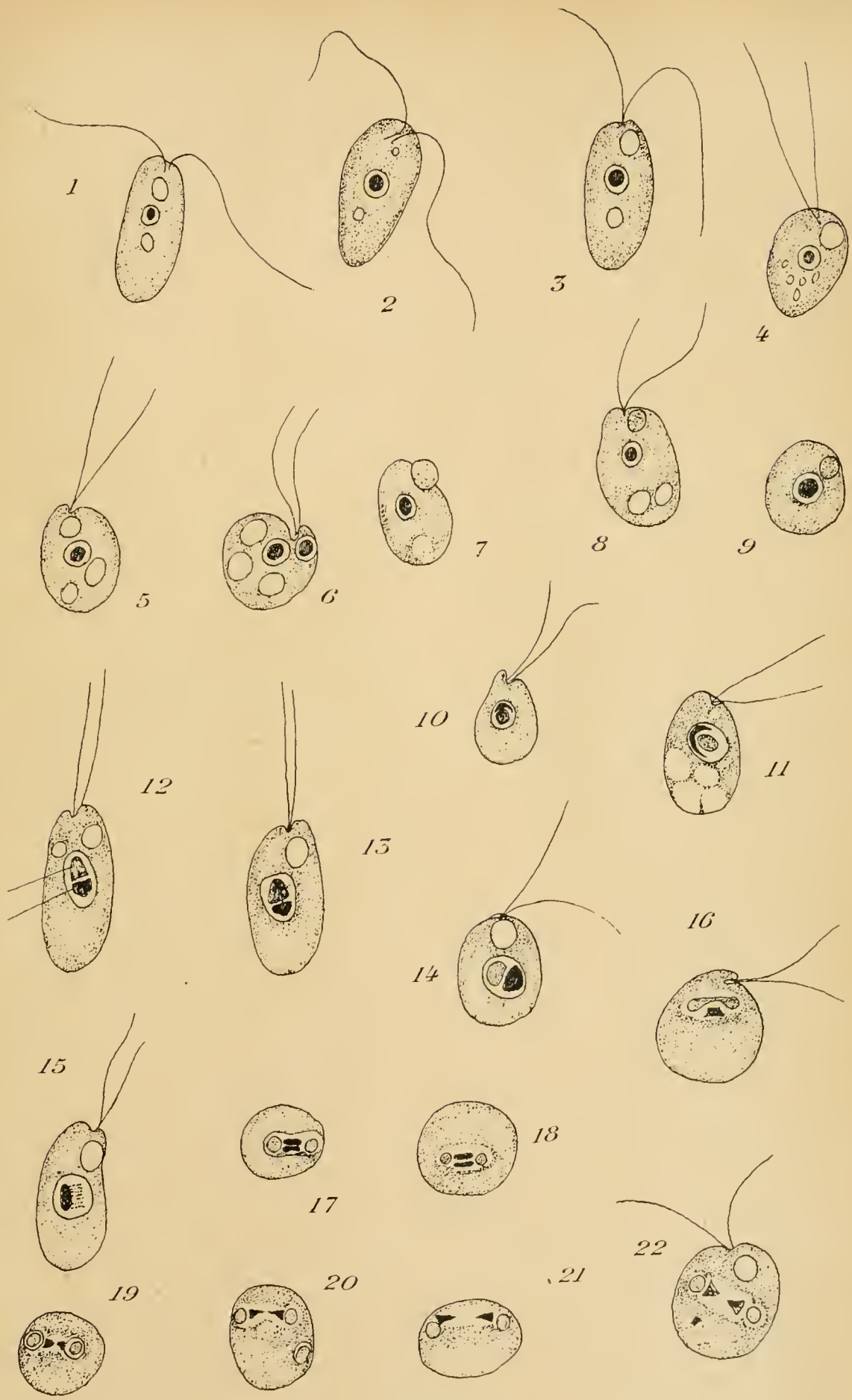
Fig. 15. — Etat moins avancé ; il existe des granules chromatiques à côté du nucléole.

Fig. 16. — Le nucléole se divise.

Fig. 17-18. Les deux moitiés des nucléoles se sont portées à chacun des pôles ; la masse chromatique s'est dédoublée en deux bâtonnets.

Fig. 19-21. — La chromatine se sépare sans avoir montré de dédoublement.

Fig. 22. — Un des noyaux à l'anaphase.



Bodo caudatus.

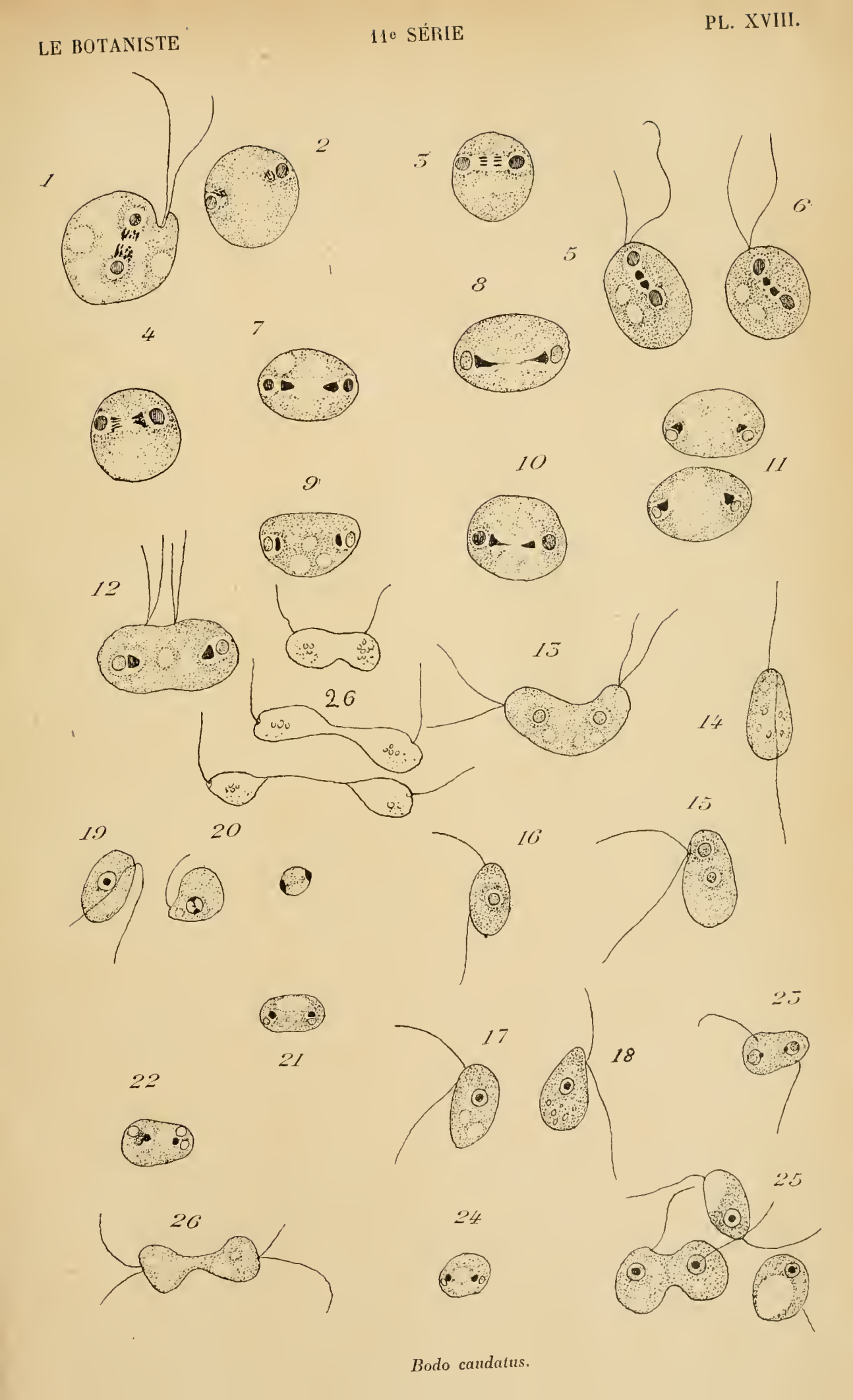
PLANCHE XVIII

Bodo caudatus (Duj.) Stein.

Fig. 1-12. — Stades de l'anaphase ; on voit que l'amas de chromatine se séparant en deux moitiés, montre diverses manières d'être.
Fig. 13. — Les deux individus vont se séparer.

Bodo edax Klebs.

Fig. 14-18. — Forme du corps et disposition des flagellums.
Fig. 19-24. — La division nucléaire se fait comme chez le *Bodo caudatus*.
Fig. 25. — Groupe d'individus fixés et colorés.
Fig. 26. — La bipartition du corps observée sur le vivant.

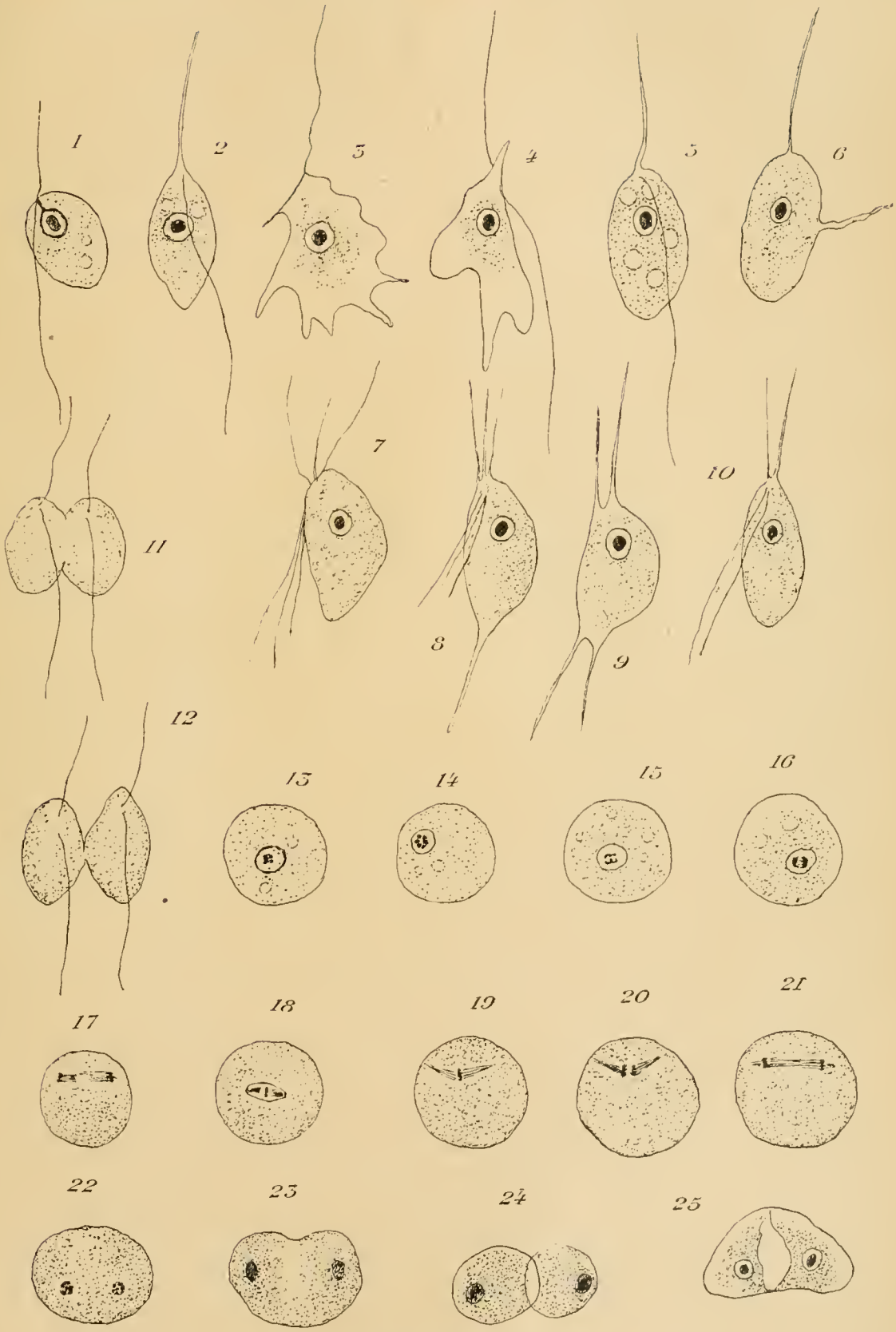


Bodo caudatus.

PLANCHE XIX

Cercomonas longicauda Duj.

Fig. 1. — Individu avec rhizoplaste allant jusqu'au contact du noyau.
Fig. 2-10. — La variabilité de la forme dans cette espèce.
Fig. 11-12. — La bipartition observée sur le vivant.
Fig. 13-16. — Stades de la prophase.
Fig. 18-20. — Stades de la plaque équatoriale.
Fig. 17-21. — Stades tonnelet.
Fig. 22-25. — Reconstitution des nouveaux noyaux et bipartition du corps.



Cercomonas longicauda.

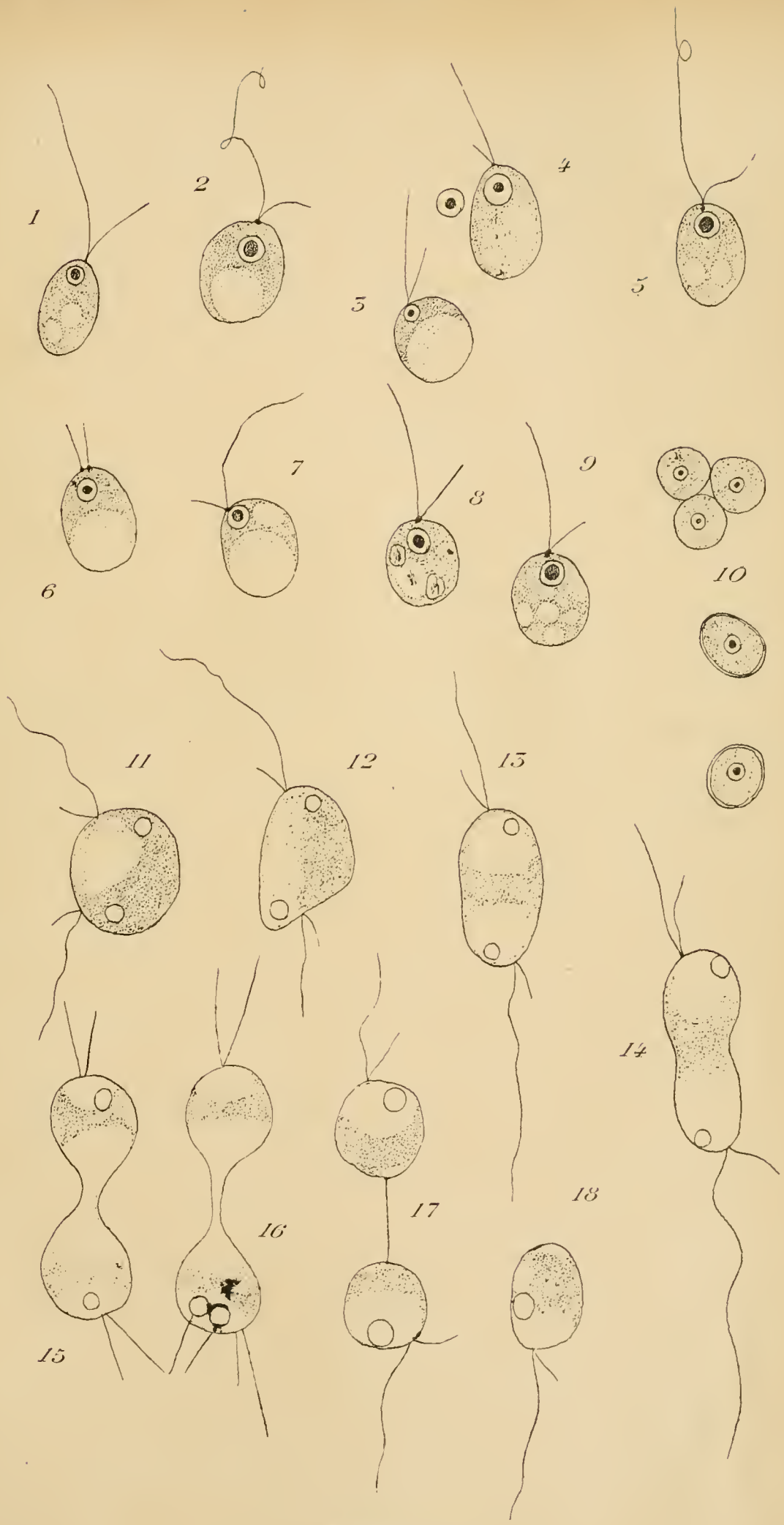
PLANCHE XX

Monas vulgaris.

Fig. 1-9. — Position du noyau : sa structure ; existence d'un blépharoplaste et d'un rhizoplaste.

Fig. 10. — Les kystes de ce *Monas*.

Fig. 11-18. — Les stades successifs de la bipartition du corps observés sur le vivant.



Monas vulgaris.

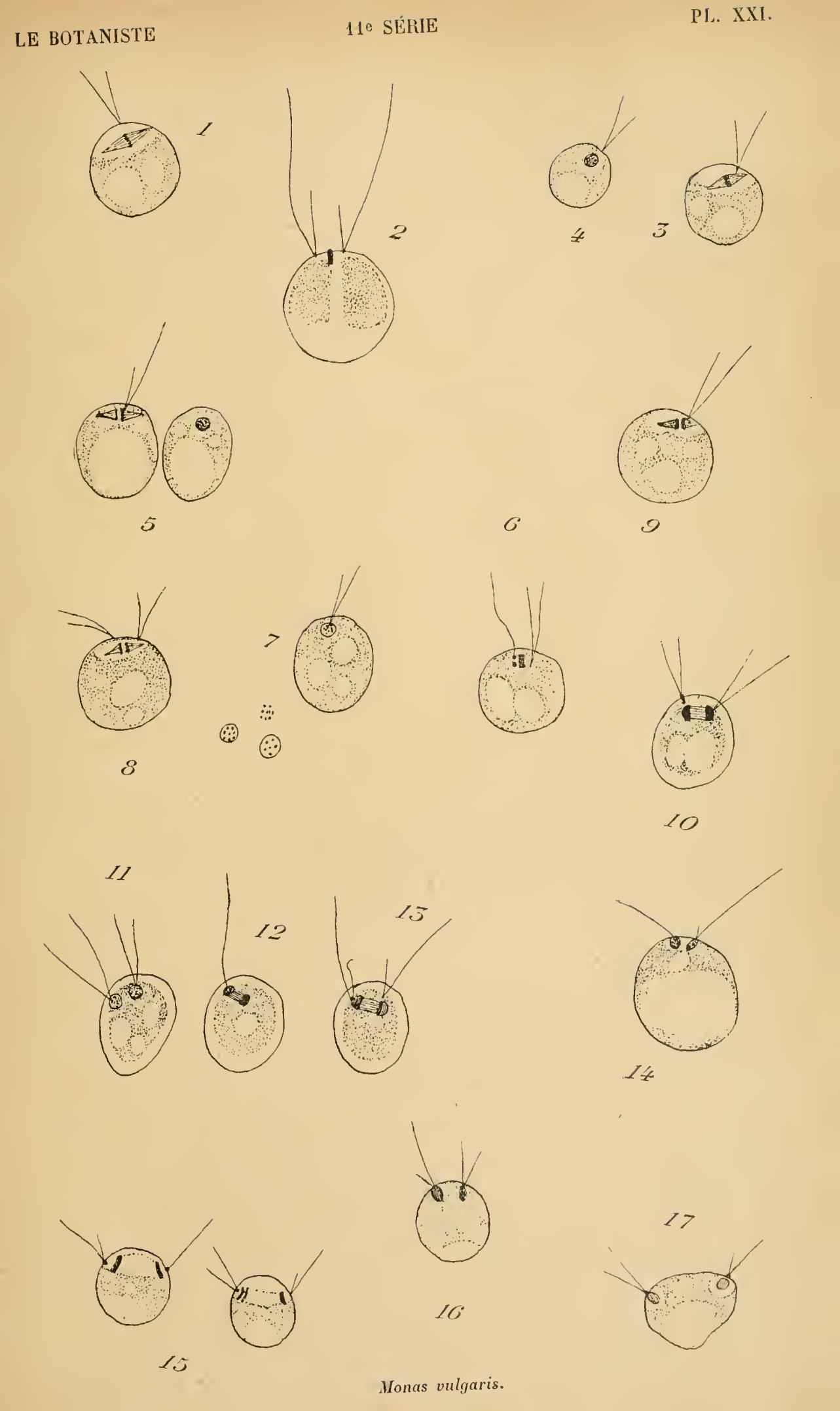
PLANCHE XXI

Monas vulgaris.

Fig. 1-7. — Stades de la plaque équatoriale ; celle-ci est vue tantôt de face, tantôt de profil.

Fig. 8-9. — La plaque chromatique se dédouble.

Fig. 10-17. — Les stades de l'anaphase ; les plaques chromatiques, pendant la phase tonnelet, s'éloignent en restant parallèles.



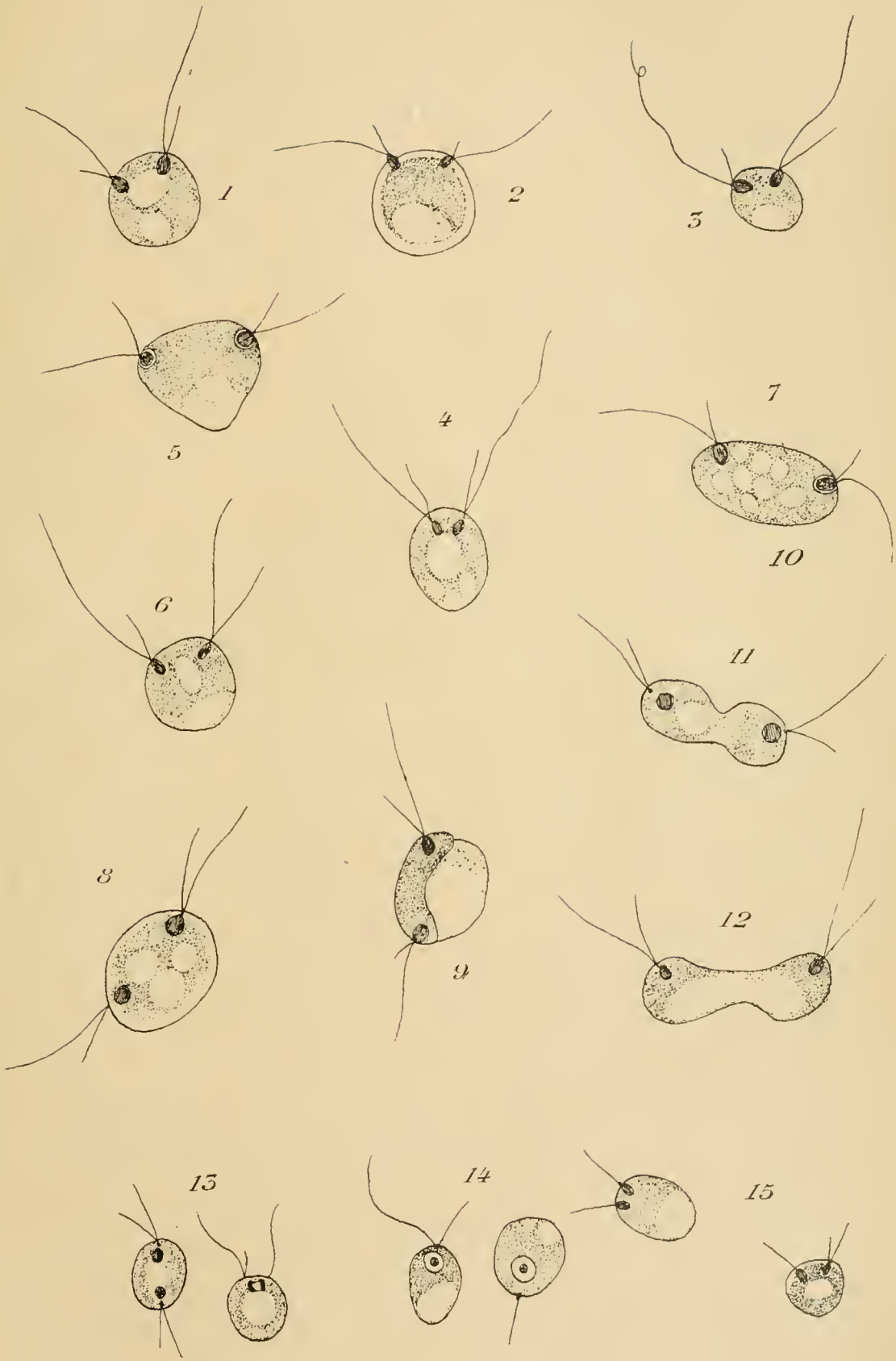
Monas vulgaris.

PLANCHE XXII

Monas vulgaris.

Fig. 1-12. — Modification dans le contour du corps précédant la séparation des deux nouveaux individus ; chaque plaque chromatique est en relation avec un groupe de deux flagellums.

Fig. 13-15. — Les mêmes phénomènes dans une forme plus petite.



Monas vulgaris.

PLANCHE XXIII

Anthophysa vegetans Stein.

Fig. 1. — Colonie ; en *f*, stade de division.

Fig. 2. — Le même stade montrant plus distinctement les chromosomes.

Fig. 3. — En *f*, stade de la plaque équatoriale et dédoublement des chromosomes.

Fig. 4. — Individus isolés.

Fig. 5. — Individu binucléé.

Fig. 6. — Plusieurs individus à deux noyaux.

Fig. 7-8. — Deux individus provenant de la dissociation d'une colonie ; ils ressemblent au *Monas vivipara*.

Fig. 9. — Les kystes provenant de cette même récolte.

Fig. 10-14. — Individus provenant des colonies d'*Anthophysa* de la source sulfureuse de Passy.

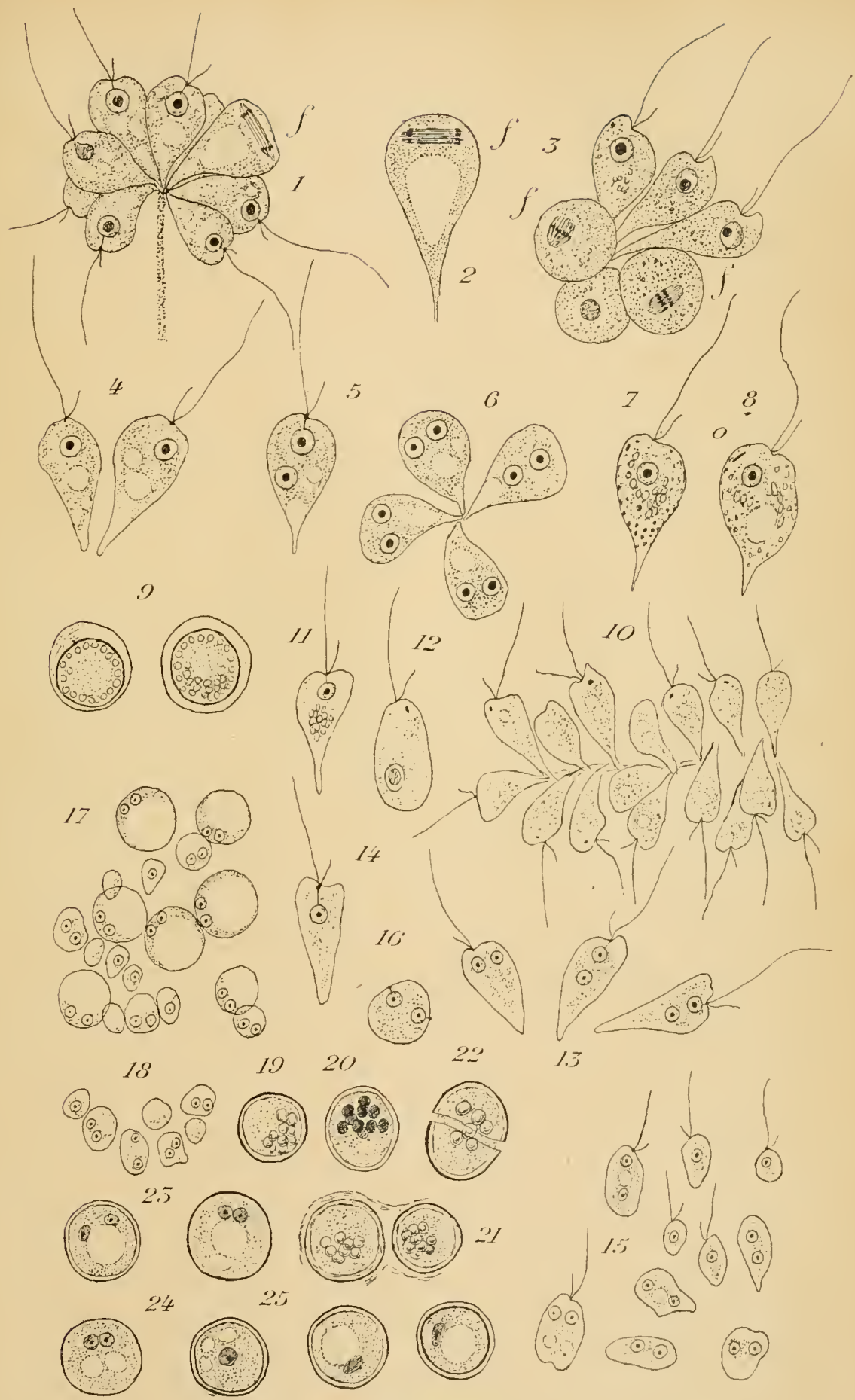
Fig. 15-18. — Les conséquences d'une suite de divisions successives et rapprochées ; formation de kystes à deux noyaux.

Fig. 19-20. — Kystes avec granules oléagineux.

Fig. 21. — Deux kystes entourés de gélatine.

Fig. 22. — La coque du kyste se brise sous une faible pression.

Fig. 23-25. — Fusion des deux noyaux du kyste ; phénomènes d'autogamie.



Anthophysa vegetans.

PLANCHE XXIV

Anthophysa vegetans Stein.

Fig. 1-2. — Formes *Monas* dissociés des colonies.

Fig. 3-5. — Germes endogènes.

Fig. 6. — Germe endogène expulsé à la partie postérieure du corps.

Fig. 7-8. — Gros globule de leucosine dans le cytoplasme.

Fig. 9-12. — La leucosine avant et pendant l'enkystement.

Fig. 13-14. — Kystes avec collerette, globules oléagineux et arc de leucosine.

Fig. 15-16. — La division du corpuscule de leucosine pendant la bipartition du corps.

Fig. 17. — Kyste avec plusieurs gros globules oléagineux.

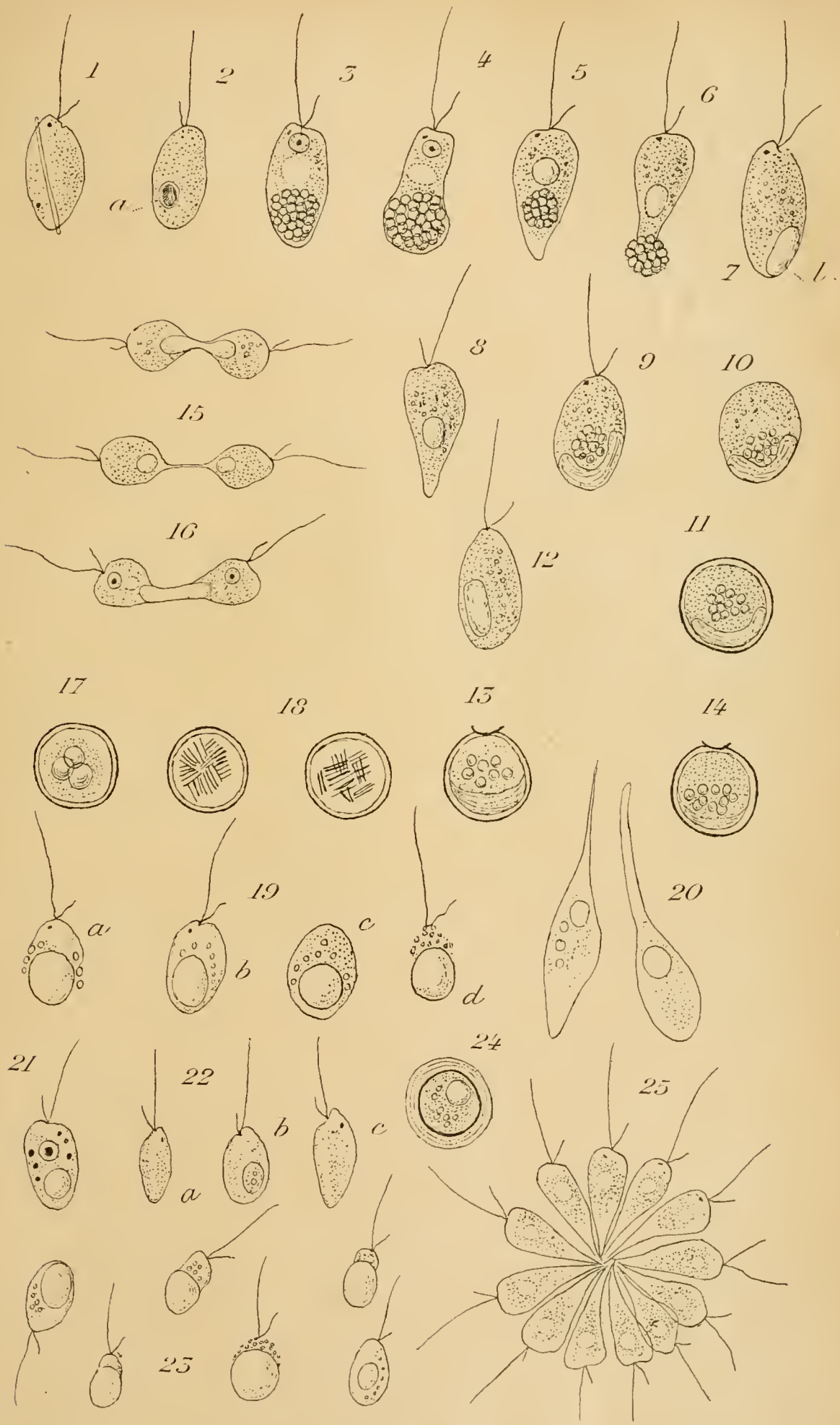
Fig. 18. — Kystes âgés dans lesquels le protoplasme a disparu et se trouve remplacé par une masse de cristaux.

Fig. 19-23. — Cultures dans milieu chargé d'amidon ; le globule de leucosine a pris des dimensions considérables.

Fig. 21. — La zoospore renferme quelques granulations oléagineuses dispersées dans le cytoplasme.

Fig. 22. — Zoospores sans leucosine.

Fig. 24-25. — Colonie d'*Anthophysa* provenant d'une autre récolte et kystes.

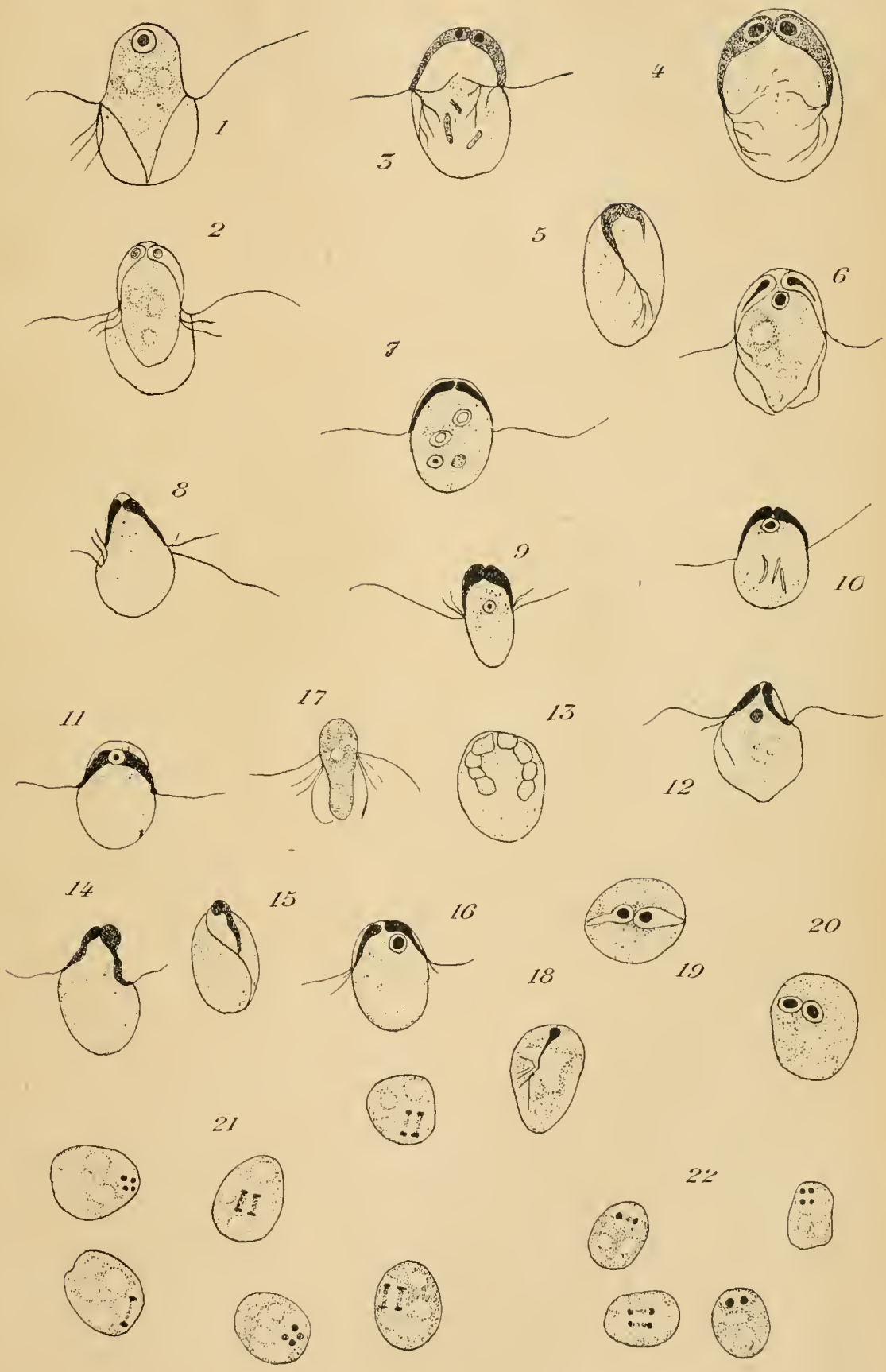


Anthophysa vegetans.

PLANCHE XXV

Trepomonas agilis Duj.

Fig. 1. — *Trepomonas* d'après Klebs.
Fig. 2. — *Id.*, vu de face, avec la position exacte des deux noyaux.
Fig. 3. — *Id.*, bactéries à l'intérieur du corps.
Fig 4-12. — Aspects différents des noyaux.
Fig. 14-16. — Les deux noyaux vus suivant des positions différentes.
Fig. 17. — Une des formes de la culture.
Fig. 18. — Un noyau avec les prolongements rhizoplastiques.
Fig. 19-20. — Les noyaux avant la division.
Fig. 21-22. — Les divers stades de la mitose conjuguée des deux noyaux.



Trepomonas agilis.

PLANCHE XXVI

Vacuolaria virescens Cienk.

Fig. 1. — Un individu avec sa vacuole, son échancrure antérieure et ses chloroleucites.

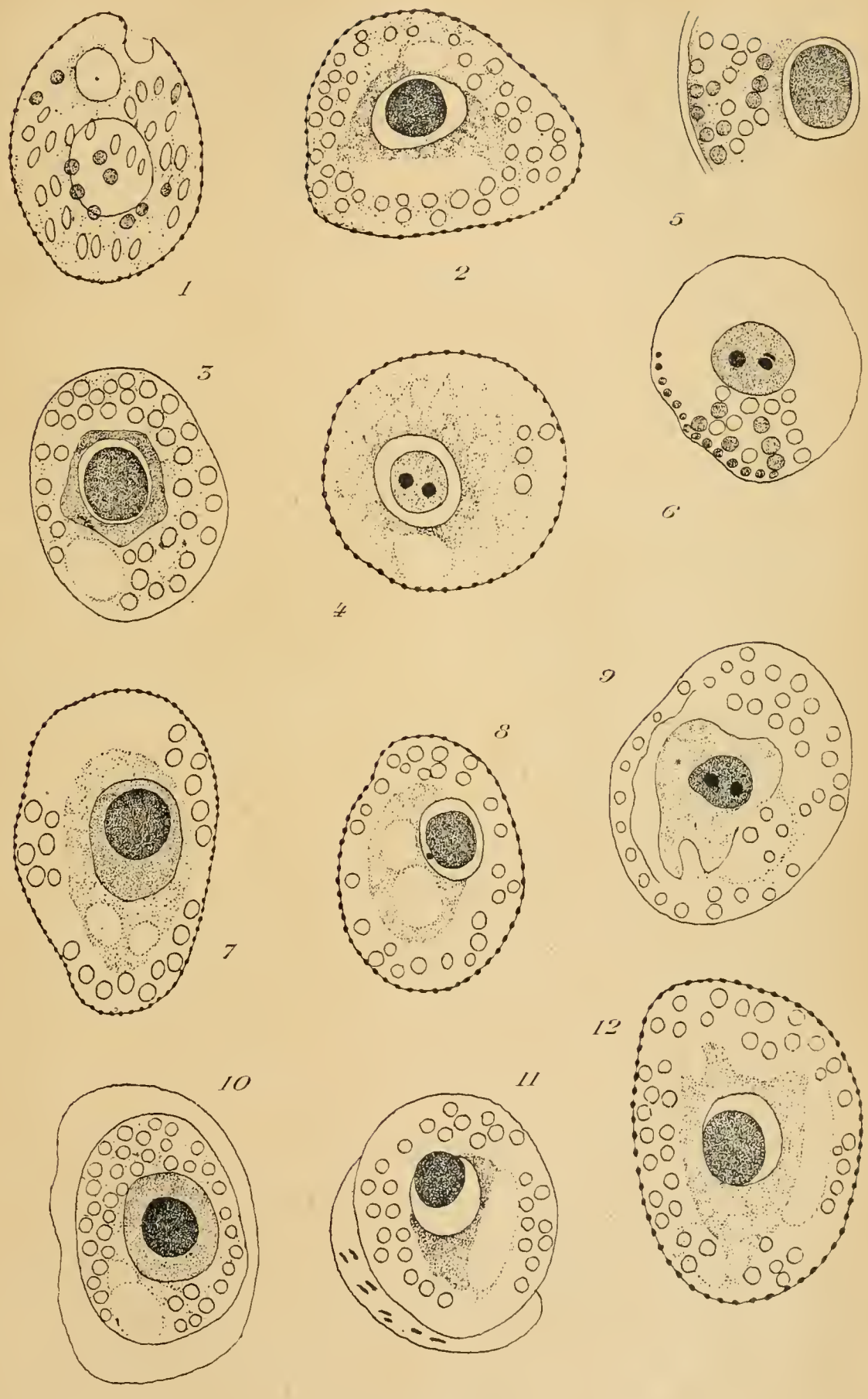
Fig. 2-3. — Le noyau est entouré d'une zone chromatique plus ou moins régulière.

Fig. 4. — Cette zone chromatique se prolonge en réseau dans le cytoplasme incolore, jusqu'au périplaste ; le nucléoplasme renferme deux nucléoles.

Fig. 5-6. — La substance chromatique extranucléaire manque ; les chloroleucites se rencontrent jusqu'au voisinage du noyau.

Fig. 7. — La substance chromatique forme deux couches concentriques autour du noyau.

Fig. 8-10. — Diverses manières d'être de cette couche chromatique.



Vacuolaria virescens.

PLANCHE XXVII

Fig. 1. — Les noyaux en division au milieu de la substance chromatique.

Fig. 2. — Les deux individus se séparent.

Fig. 3. — Etat moins avancé de la bipartition.

Fig. 4. — Le dernier stade d'une division nucléaire.

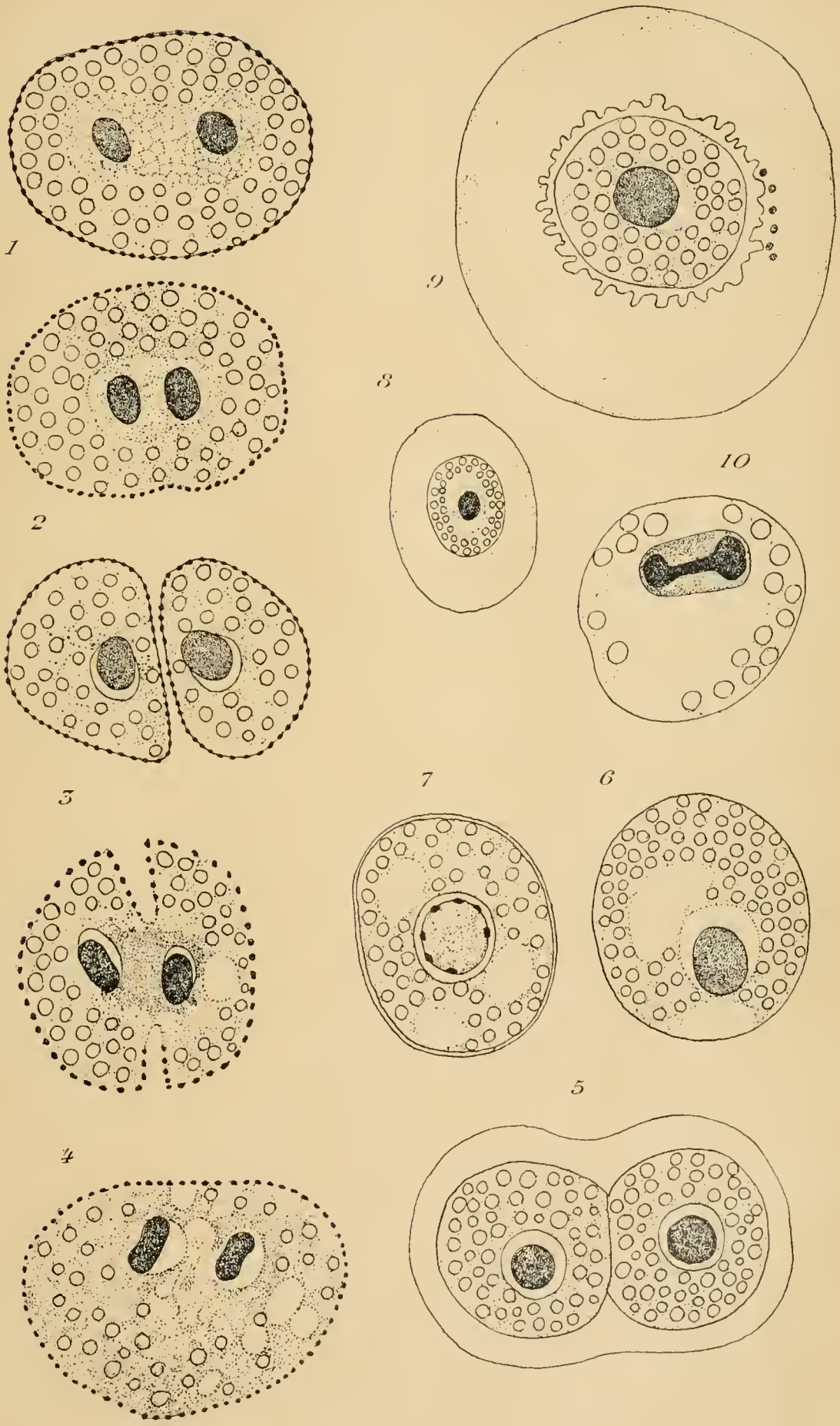
Fig. 5. — Les deux individus provenant d'une bipartition entourés par une couche épaisse de gélatine.

Fig. 6-7. — Deux aspects différents du noyau.

Fig. 8. — Un kyste représenté à faible grossissement.

Fig. 9. — Le même plus grossi ; noyau ordinaire sans chromatine extranucléaire ; membrane munie de protubérances ; couche épaisse de gélatine ; à l'intérieur du kyste, nombreux chloroleucites.

Fig. 10. — Stase de division nucléaire dans une cellule qui est présumée appartenir au *Vacuolaria*.



Vacuolaria virescens.

PLANCHE XXVIII

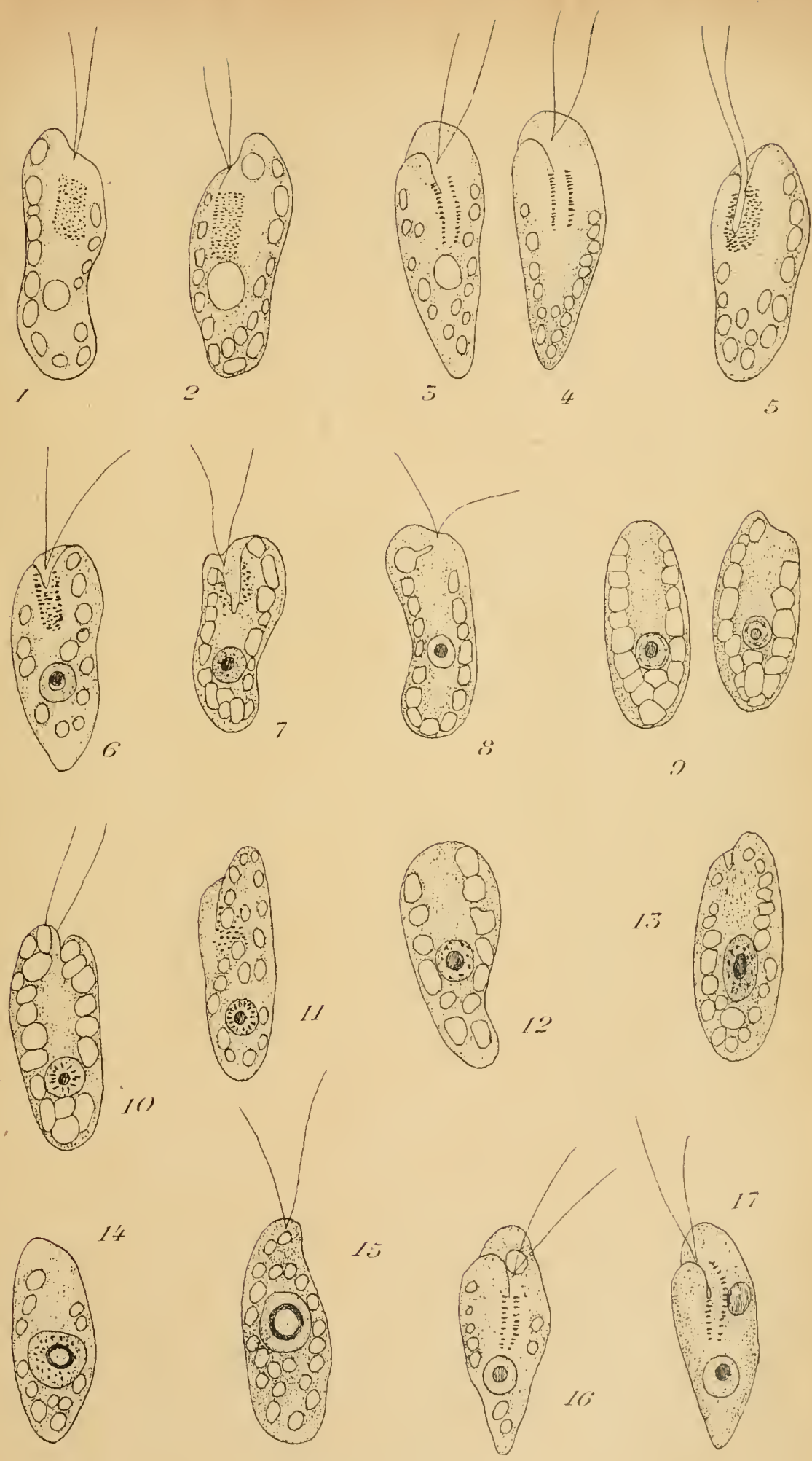
Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1-5. — Individus vus suivant leurs différentes faces.

Fig. 6-13. — Position et structure du noyau à l'état de repos ; granules d'amidon sur la membrane.

Fig. 14-15. — Noyaux avec un gros nucléole annulaire.

Fig. 16. — Noyau avec structure ordinaire.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXIX

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1-5. — Le noyau augmente beaucoup de volume à la prophase ; le nucléoplasme contient de nombreux granules chromatiques.

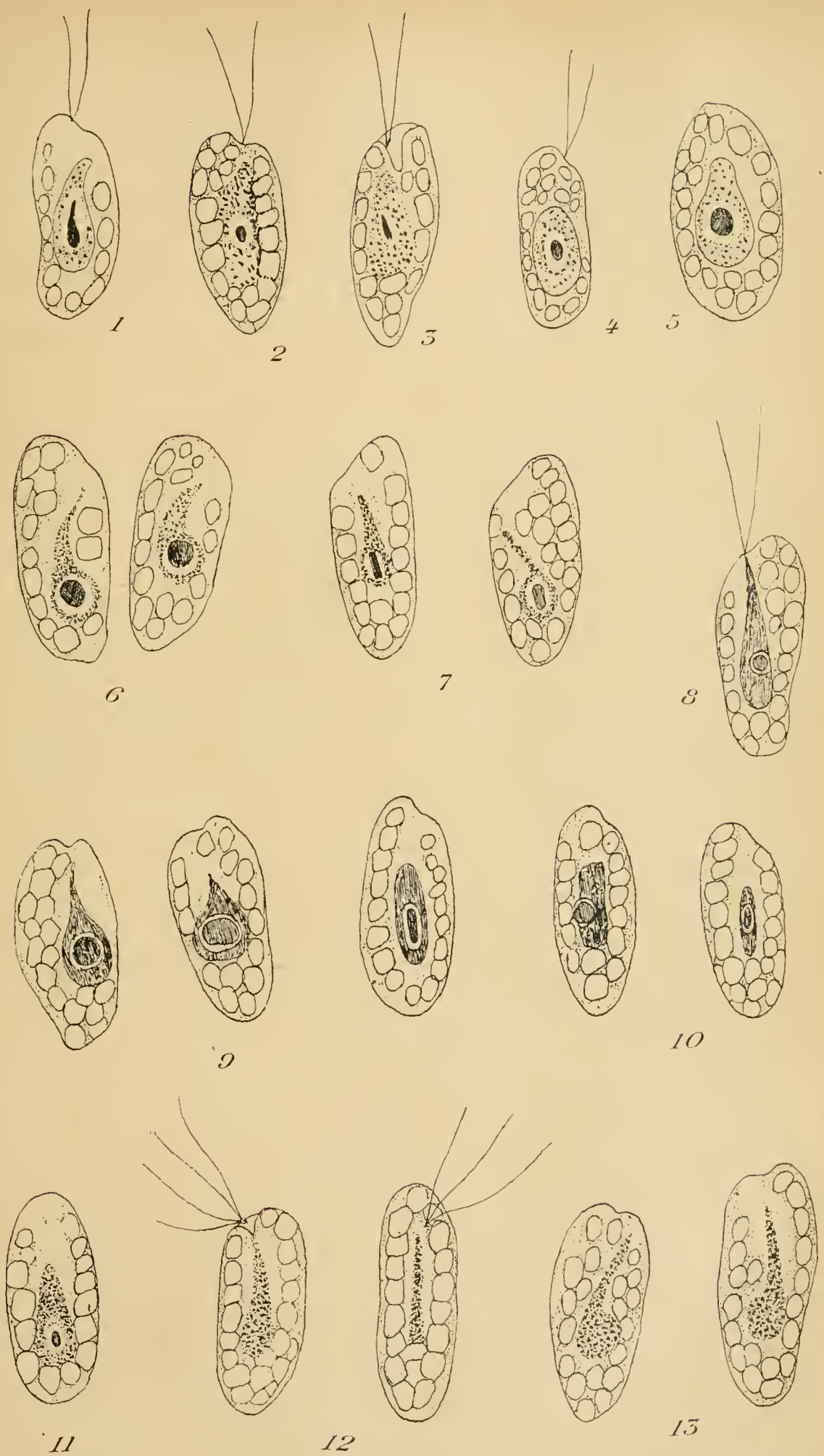
Fig. 6. — Le nucléoplasme du noyau s'avance en un prolongement vers le point d'insertion des flagellums.

Fig. 7. — Même disposition sur un autre individu.

Fig. 8. — Le noyau s'est mis en relation directe avec la base des flagellums.

Fig. 9-10. — Stades voisins du précédent.

Fig. 11-13. — Stades plus avancés ; le nucléole a disparu ; le nucléoplasme avec ses granules prend l'aspect d'une botte.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXX

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

Fig. 1. — Les granules chromatiques se disposent sur un plan ; tout autour se trouve du protoplasma achromatique ; la plaque des chromosomes est vue de face et de profil sur le même individu.

Fig. 2. — *Id.*, les granules de la plaque sont moins visibles.

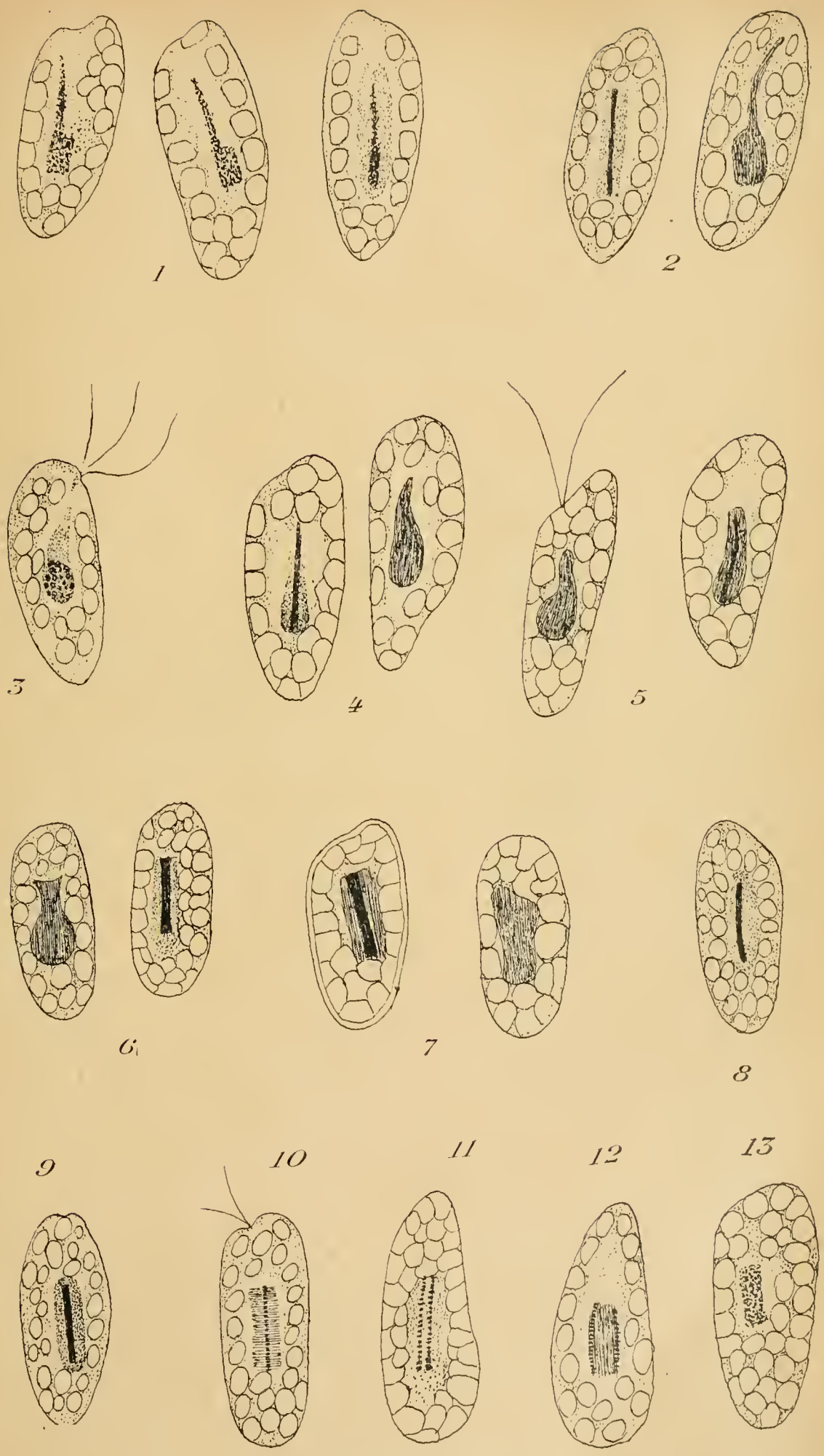
Fig. 3-5. — La plaque chromatique perd son aspect en tige de bottes.

Fig. 6-8. — La plaque chromatique est devenue presque quadrangulaire.

Fig. 9-10. — Beau stade de la plaque équatoriale.

Fig. 11-12. — Séparation des chromosomes ; les deux plaques s'éloignent l'une de l'autre.

Fig. 13. — Plaque vue de face avec ses granules que l'on peut considérer comme chromosomes.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXXI

Chilomonas Paramœcium Ehrb.

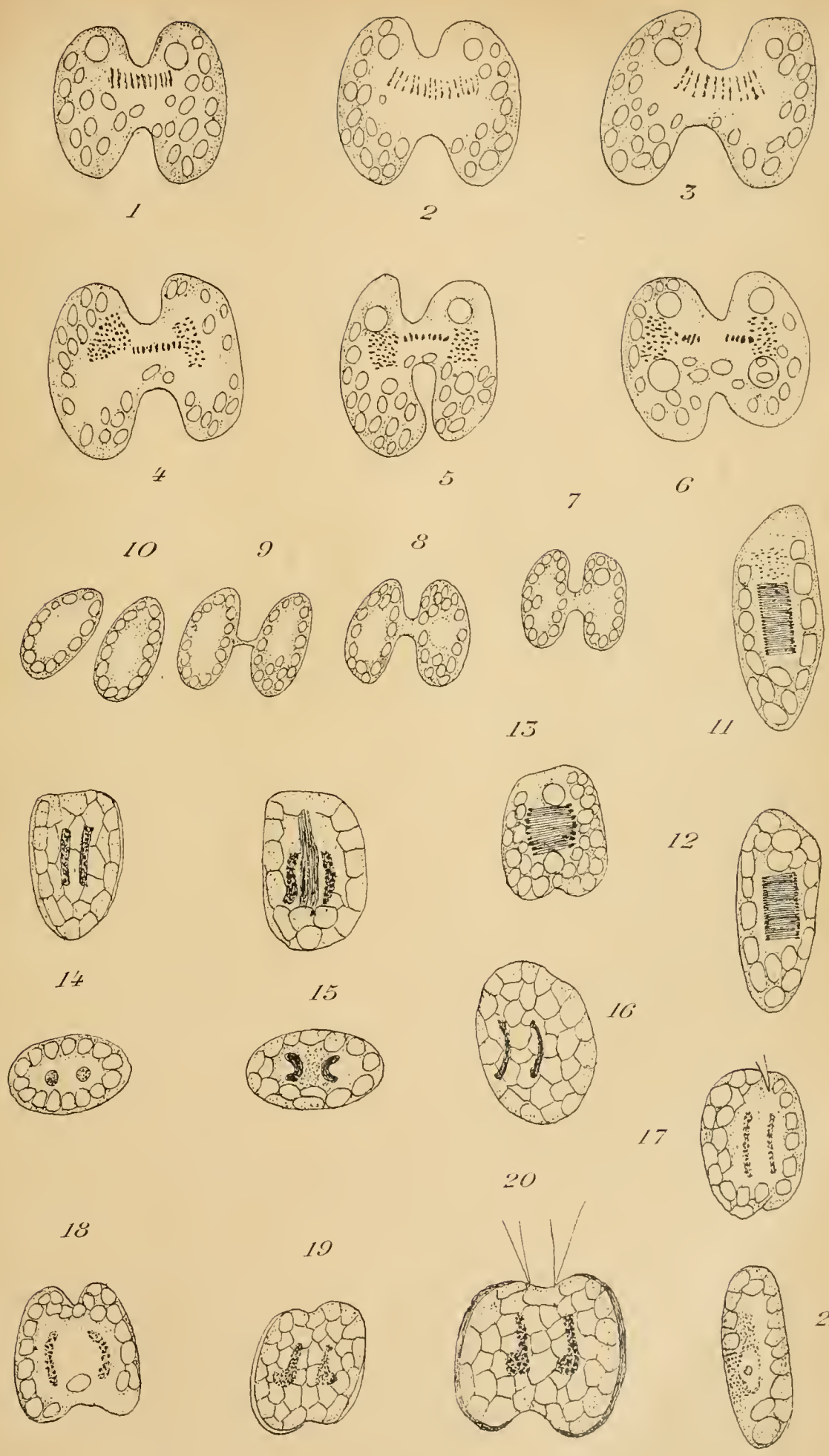
Fig. 1-6. — Les stades successifs de la bipartition observés sur le vivant ; la façon dont se comportent les granules du sillon pseudo-pharyngien est tout à fait remarquable.

Fig. 7-10. — Un autre cas de bipartition.

Fig. 11-13. — Stade tonnelet.

Fig. 14-20. — Les nouveaux noyaux se reconstituent en passant par des stades exactement inverses de ceux observés à la prophase.

Fig. 21. — Un individu après bipartition; le nucléole s'est reformé dans un noyau à structure ordinaire, mais indiqué dans cette figure.



Chilomonas Paramœcium.

PLANCHE XXXII

Euglenopsis vorax Klebs.

Fig. 1-2. — Deux individus ordinaires.

Fig. 3. — *Euglenopsis* ingérant une longue chaîne de microcoques.

Fig. 4-6. — *Id.*, avec des proies de nature variée.

Fig. 7-11. — Stades de la bipartition observés sur le vivant.

Fig. 12. — Structure du noyau.

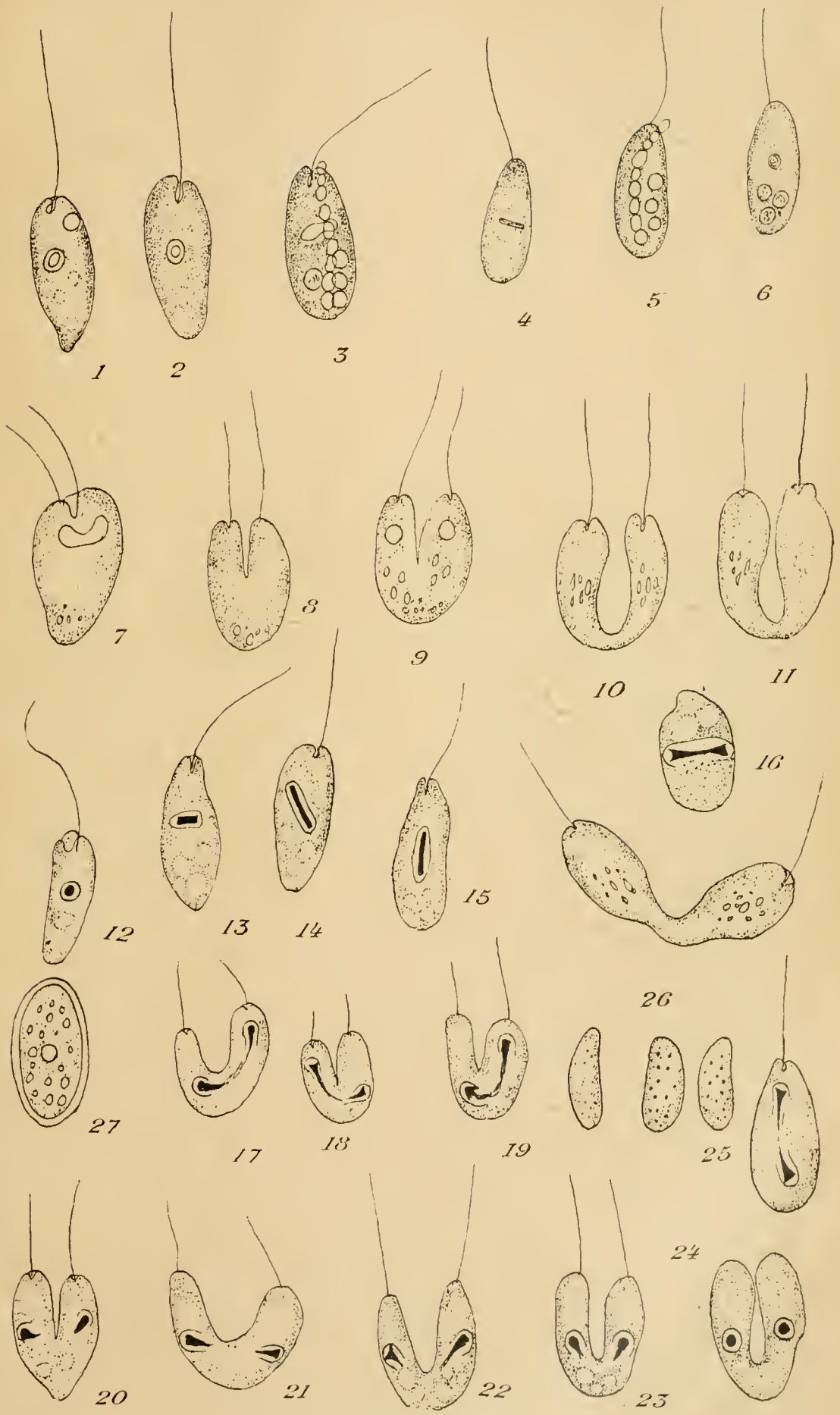
Fig. 13-16. — L'axe nucléolaire est parallèle à l'axe ou perpendiculaire.

Fig. 17-23. — Figure montrant comment se comporte l'axe nucléolaire, entouré de nucléoplasme pendant la bipartition du corps.

Fig. 24. — Reconstitution des noyaux et séparation des deux individus.

Fig. 25. — Un axe nucléolaire nettement parallèle à l'axe.

Fig. 26-27. — Kystes.



Euglenopsis vorax.

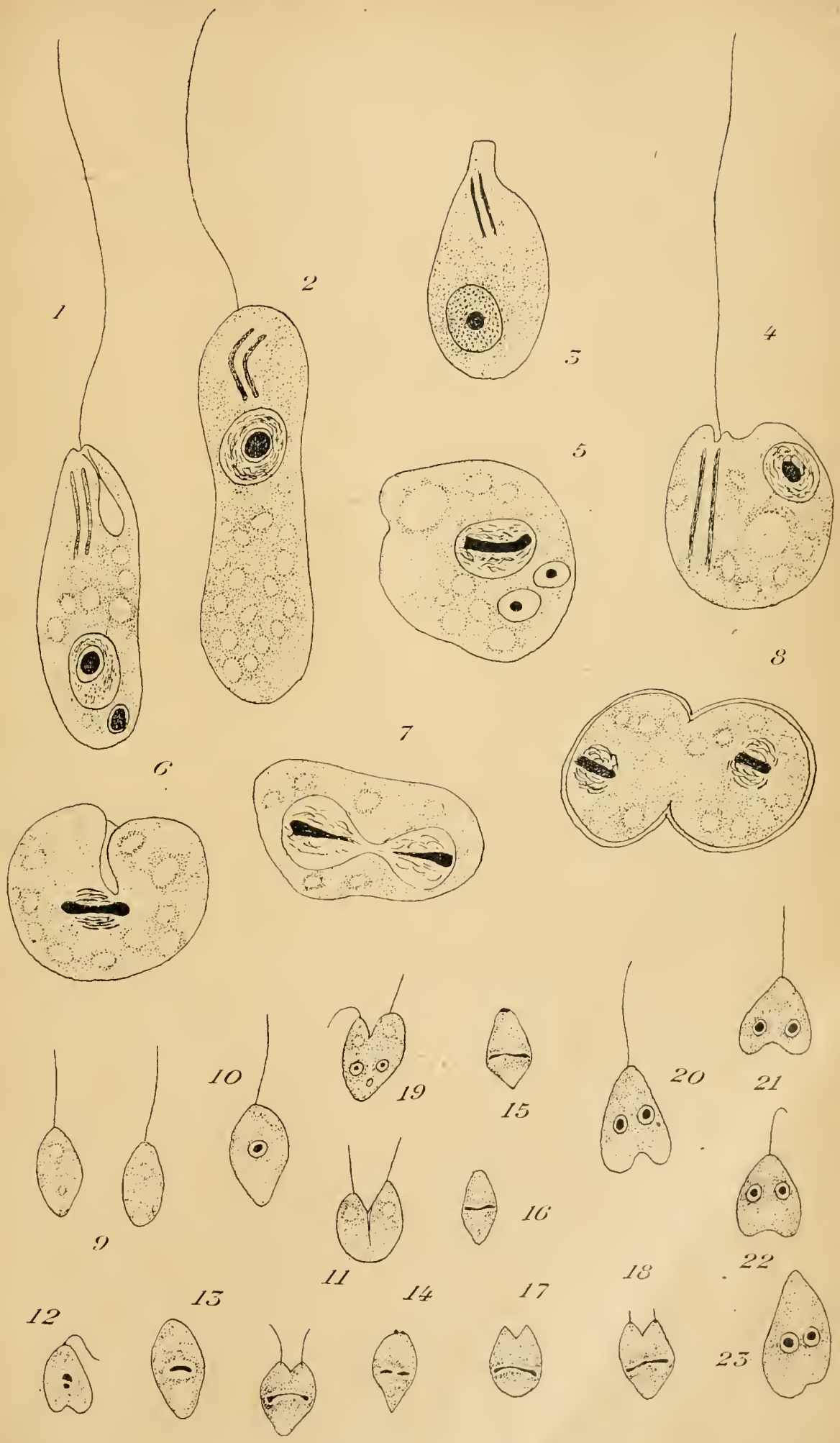
PLANCHE XXXIII

Peranema trichophorum Ehrb.

Fig. 1-2. — Position différente des noyaux dans deux individus.
Fig. 3-4. — Aspect du noyau avant la division.
Fig. 5-8. — Stades successifs d'une haplomitose ordinaire.

Scytomonas pusilla Stein.

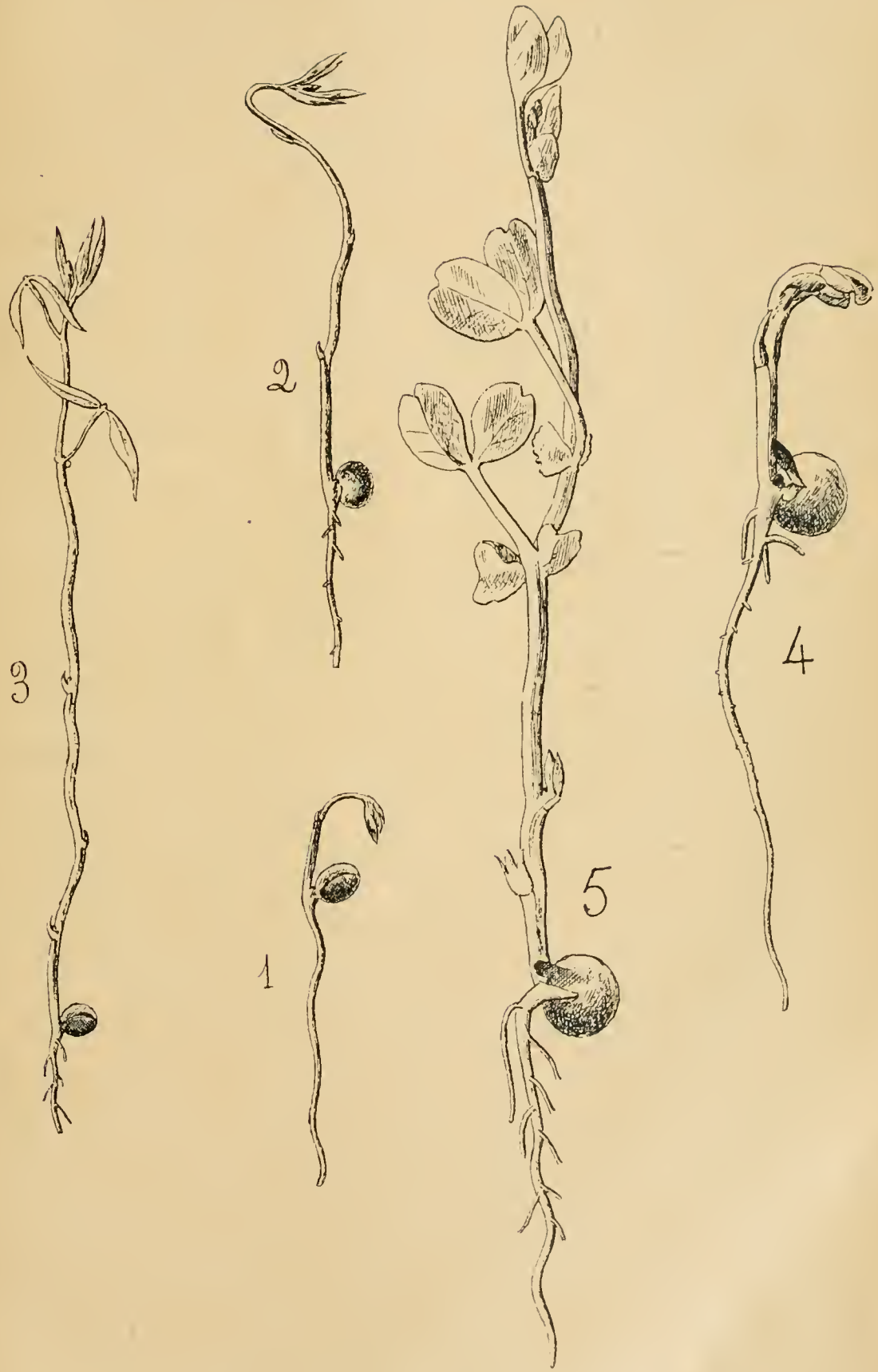
Fig. 9. — Deux individus avec leur flagellum.
Fig. 10. — Position et structure du noyau.
Fig. 11. — Bipartition d'un individu observé sur le vivant.
Fig. 12-18. — La division du noyau ; le nucléoplasme qui entoure l'axe nucléolaire se montre achromatique et homogène.
Fig. 19. — Les deux noyaux reconstitués avant la séparation des individus.
Fig. 20-23. — La signification de ces individus binucléés est douteuse.



Peranema trichophorum. — Scytomonas pusilla.

PLANCHE XXXIV

Fig. 1-2-3. — Plantules de *Vicia sativa* à divers états de développement.
Fig. 4-5. — Plantules de *Pisum sativum*.



Vicia sativa 1-3. — *Pisum sativum* 4-5.

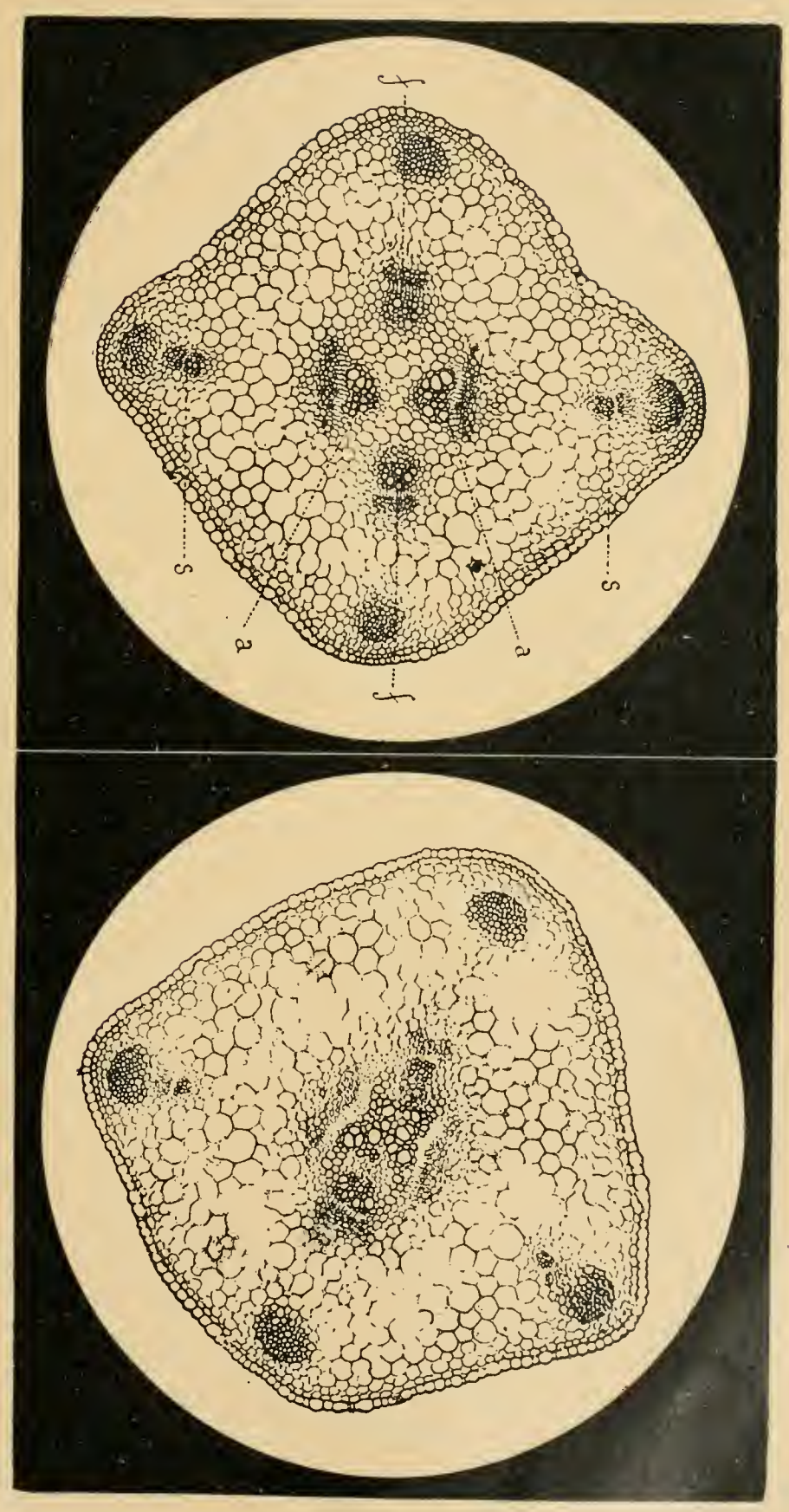
PLANCHE XXXV

Fig. 1-2-3. — Plantules de *Lathyrus*.
Fig. 4-5. — Plantules d'*Ervum lens*.

Lathyrus 1-3. — *Ervum lens* 4-5.

PLANCHE XXXVI

Fig. 1. — Coupe dans le 4e entre-nœud d'une plantule de *Vicia sativa*.
a : faisceaux anastomotiques.
f : faisceaux foliaires.
s : faisceaux corticaux.
Fig. 2. — Coupe dans le 3e entre-nœud de la même plantule.



Vicia sativa : I. *4e entre-nœud ;* II. *3e entre-nœud.*

PLANCHE XXXVII

Fig. 1. — Représentation schématique de la course des faisceaux ligneux du cylindre central dans les plantules de *Vicia*, *Pisum*, *Ervum*, *Lathyrus*.

Fig. 2. — Schéma du trajet des faisceaux corticaux dans les 4 genres étudiés.

Fig. 3. — Figures représentant les aspects les plus caractéristiques qu'on observe de haut en bas dans une série de coupes transversales dans la région d'un nœud.

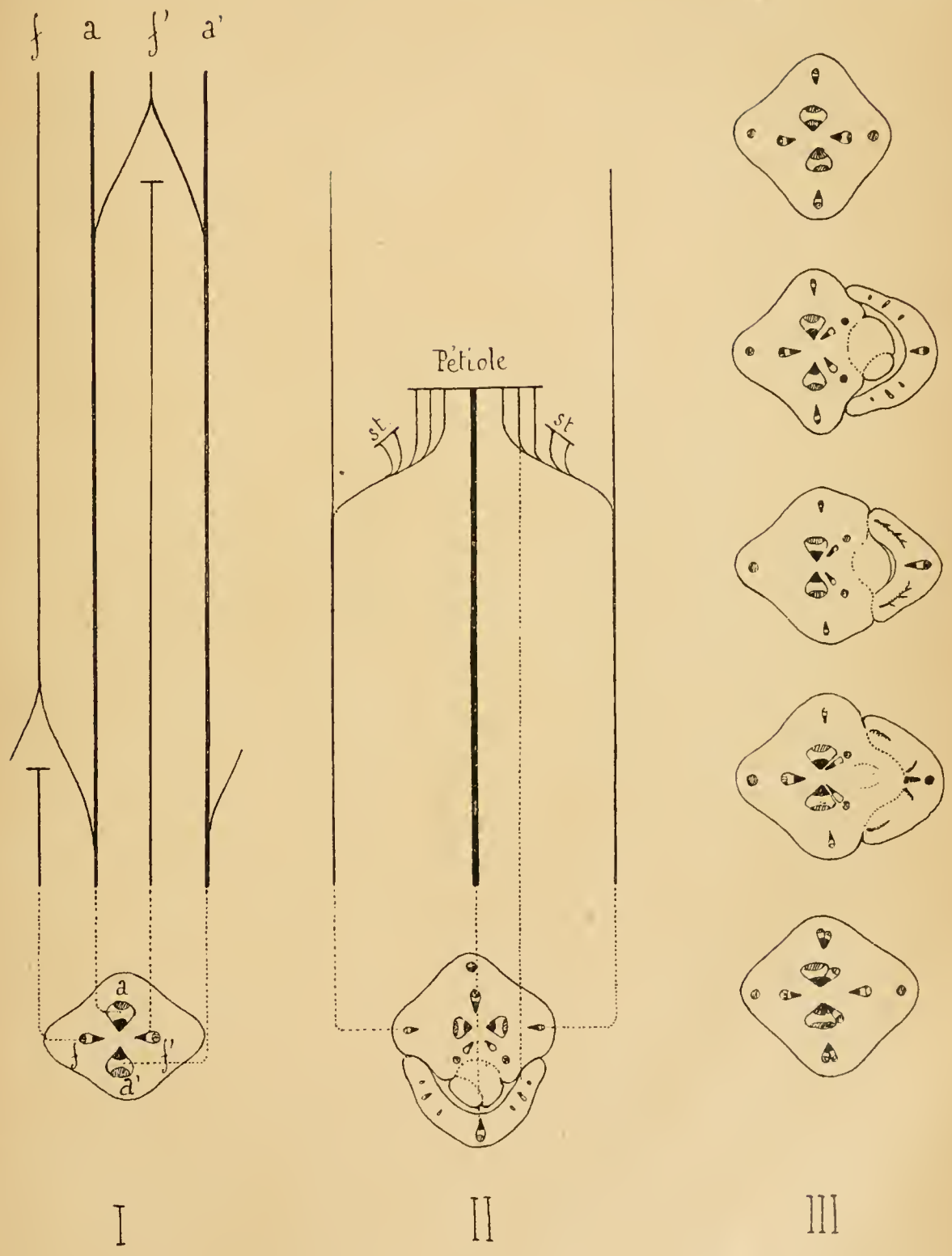

f
a
f'
a'
a
f
f'
a'
Pétiole
st
st
I
II
III

PLANCHE XXXVIII

Fig. 1. — Schéma du raccord des faisceaux ligneux de la tige avec ceux de la racine chez le *Vicia sativa* et l'*Ervum lens*.

Fig. 2. — Schéma du raccord des faisceaux libériens de la tige avec ceux de la racine chez le *Vicia sativa* et l'*Ervum lens*.

Fig. 3. — Schéma du raccord des faisceaux ligneux de la tige avec ceux de la racine chez *Lathyrus* et *Pisum*.

Tous ces schémas sont relatifs à des plantules ayant atteint l'état de développement représenté Pl. 34, fig. 1 et 4, pour *Vicia* et *Pisum*; Pl. 35, fig. 1 et 4, pour *Lathyrus* et *Ervum*.

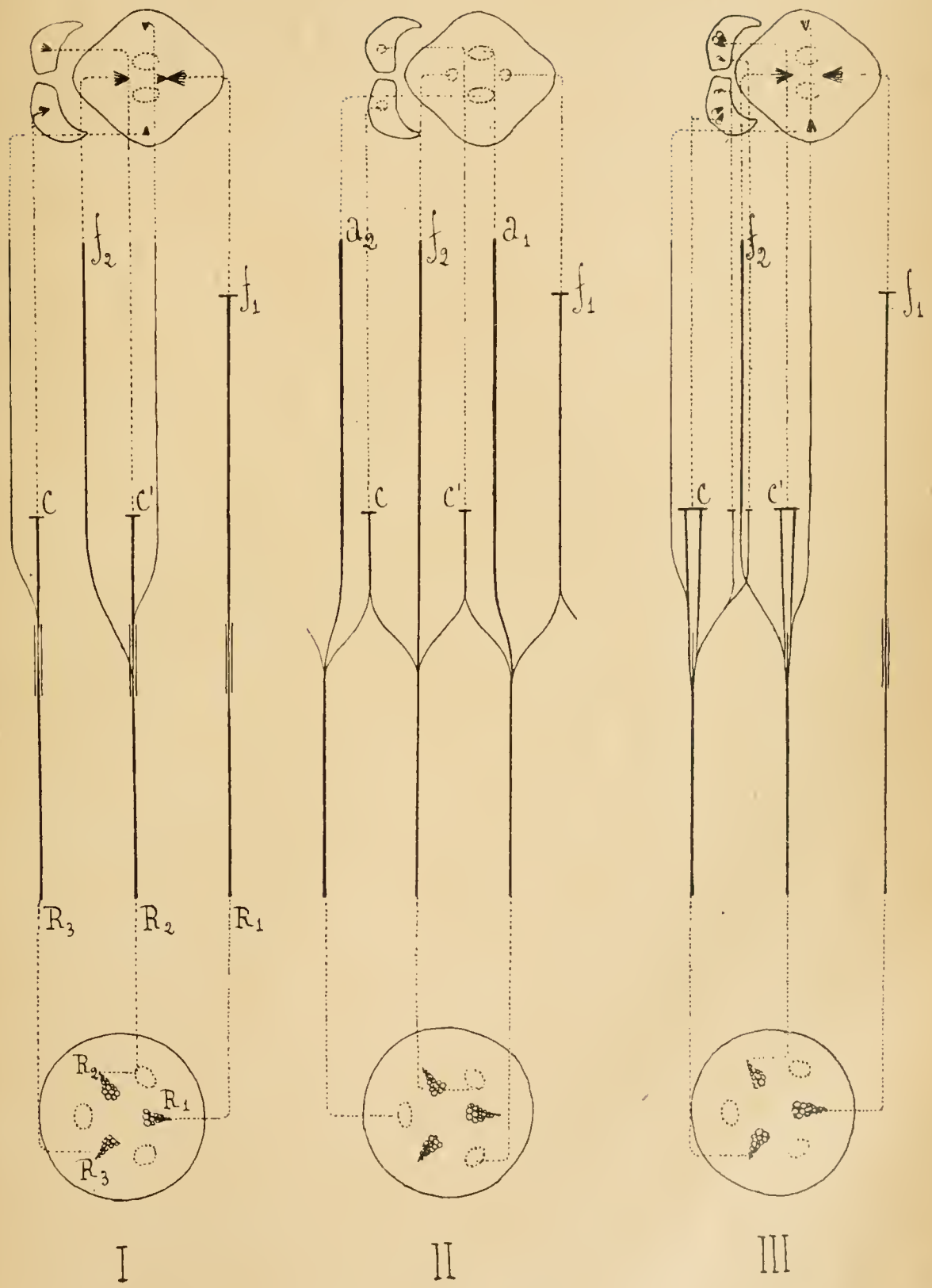
c c' : faisceaux provenant des cotylédons.

f_1 f_2 : faisceaux provenant des pétioles foliaires.

a_1 a_2 : faisceaux anastomotiques.

R_1 R_2 R_3 : faisceaux de la racine.

Le double trait, de part et d'autre de R_1 R_2 R_3 indique la région dans laquelle se fait le passage de l'orientation centrifuge du bois à l'orientation centripète.


f2
f1
c
c'
R3
R2
R1
R2
R1
R3
a2
f2
a1
f1
c
c'
f2
f1
c
c'
I
II
III

RECHERCHES

SUR

LES EUGLÉNIENS

PAR

P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Cet ouvrage, publié dans le *Botaniste*, 8e série, renferme 261 pages, 53 figures dans le texte et 4 planches ; il est indispensable à tous ceux qui s'occupent de l'étude du « Plankton » ; sa place est marquée dans les Bibliothèques de Laboratoire.

La première partie est consacrée à une description des espèces dont plusieurs sont nouvelles ; la seconde partie traite de l'organisation générale, du mouvement, de la nutrition, de la reproduction et des affinités.

Le tirage à part, destiné à ceux qui ne peuvent se procurer la collection du *Botaniste*, est de 100 exemplaires numérotés à la main.

Le prix est de 10 fr.

Direction du *Botaniste*, 12, rue Cuvier, Paris.

OBSERVATIONS IMPORTANTES

Le prix de la série du *Botaniste* est de **16** francs, sauf en ce qui concerne la 9e, la 10e et la 11e série.

Prix de la 9e série.	**20**	»
Prix de la 10e série.	**40**	»
Les deux séries réunies. . . .	**50**	»
Prix de la 11e série.	**25**	»

La collection complète des 10 volumes parus sera vendue pendant quelque temps encore au prix réduit de 176 fr.

Une remise de 20 0/0 est accordée aux libraires et à tous ceux qui ont bien voulu adresser à la Direction du *Botaniste* des exemplaires de leurs tirages à part.

Poitiers. — Société française d'Imprimerie.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00259 3596